

**HELOISA ALVES DE LIMA CARVALHO**

**CAPPARACEAE JUSS. NA RESTINGA DE  
MARICÁ, RJ - Estudo sobre a biologia da  
reprodução de *Capparis lineata* Domb. ex Pers.,  
*C. flexuosa* (L) L. e *Cleome rosea* Vahl. ex DC.**



**Rio de Janeiro  
2002**

UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO  
FORUM DE CIÊNCIA E CULTURA – MUSEU NACIONAL

CAPPARACEAE JUSS. NA RESTINGA DE MARICÁ, RJ –  
Estudo sobre a biologia da reprodução de *Capparis lineata* Domb.  
*ex Pers.*, *C. flexuosa* (L.) L. e *Cleome rosea* Vahl. *ex DC.*

HELOISA ALVES DE LIMA CARVALHO

TESE SUBMETIDA AO CORPO DOCENTE DO PROGRAMA DE PÓS-GRADUAÇÃO EM CIÊNCIAS BIOLÓGICAS (BOTÂNICA) DA UNIVERSIDADE FEDERAL DO RIO DE JANEIRO COMO PARTE DOS REQUISITOS NECESSÁRIOS À OBTENÇÃO DO GRAU DE DOUTOR.

Aprovada por:

Prof. \_\_\_\_\_

Prof. \_\_\_\_\_

Prof. \_\_\_\_\_

Prof. \_\_\_\_\_

Prof. \_\_\_\_\_

Rio de Janeiro, RJ. Brasil  
2002

## FICHA CATALOGRÁFICA

LIMA, HELOISA ALVES DE

Capparaceae Juss. na Restinga de Maricá, RJ – Estudo sobre a biologia da reprodução de *Capparis lineata* Domb. ex Pers., *C. flexuosa* (L.) L. e *Cleome rosea* Vahl. ex DC.

Rio de Janeiro, Museu Nacional, UFRJ, Programa de Pós-graduação em Ciências Biológicas (Botânica). 2002.

XIV, 161f.

Tese: Doutorado em Ciências Biológicas (Botânica)

1- <i>Capparis lineata</i>	3- <i>Cleome rosea</i>	5- Reprodução
2- <i>Capparis flexuosa</i>	4. Teses	6- Biologia Floral

I. Museu Nacional Universidade Federal do Rio de Janeiro

II. Título.

ORIENTADORAS

MARIA CÉLIA B. PINHEIRO

WILMA TEIXEIRA ORMOND



*Dedico a*

*Gabriel e Anna Rita,  
que, ainda tão pequeninos, já demonstram  
amor e respeito pela natureza*

## **AGRADECIMENTO ESPECIAL**

*A meus pais, Luiz e Maria Thereza, por terem sido sempre exemplos de caráter, de garra e de dedicação e incansáveis no apoio que sempre me deram;*

*À minha família, Abreu, Gabriel e Anna Rita, pelo incentivo, amor, confiança e compreensão, que sempre nortearam a nossa relação;*

*À minha avó, Neneza, e à minha dinda, Heloisa, que, ao longo da minha vida, sempre vivenciaram intensamente meus desafios, vitórias e inquietações;*

*Estejam certos do meu imenso amor  
e da minha mais sincera gratidão*

*Heloisa*

## AGRADECIMENTOS

*À Prof<sup>ª</sup>. Wilma Teixeira Ormond, que sempre me valorizou, orientou e estimulou, desde 1982, quando ingressei no Museu Nacional, como aluna do Curso de Pós-Graduação. A ela devo todas as oportunidades que me levaram até o Doutorado;*

*À Prof<sup>ª</sup> Dr<sup>ª</sup> Maria Célia B. Pinheiro, pela valiosa contribuição em todas as etapas, sem exceção, deste trabalho, mas principalmente por ser para mim um exemplo de seriedade profissional e de amor e dedicação à Botânica e ao próximo;*

*À Prof<sup>ª</sup>. Maria Célia Rodrigues Correia, pela imensa ajuda nos trabalhos de campo, pelas fotografias em microscópio estereoscópico e pela amizade e apoio sempre presentes, ao longo dos 20 anos de trabalho no Horto;*

*À Pesquisadora Dr<sup>ª</sup> Rosa Fuks, do Jardim Botânico do Rio de Janeiro, pelo carinho e atenção com que sempre me recebeu, pela confiança e amizade demonstradas e pelas diversas referências bibliográficas que colocou ao meu dispor;*

*À Pesquisadora Dr<sup>ª</sup> Maria Bernadete Costa e Silva, pela identificação das espécies estudadas, pela gentileza de ofertar-me muitas referências bibliográficas, inclusive sua dissertação de mestrado e sua tese de doutorado e pelos encontros tão agradáveis, não só pela troca de valiosas informações acerca das Caparáceas, mas, principalmente, porque propiciaram estreitamento dos laços de amizade;*

*À Prof<sup>ª</sup> Mônica Lopes Pimenta, grande amiga e companheira incansável durante os estudos de *Cleome rosea* nos canteiros de cultivo;*

*Ao amigo Adauto Pinheiro Filho, pela grande amizade demonstrada, pelo companheirismo durante muitas jornadas de observações noturnas na restinga e pela gentileza em ceder sua casa em Itaipuaçu, durante todo o período de estudo;*

*Aos Profs. Drs. Lygia Dolores Santiago Fernandes, Departamento de Botânica do Museu Nacional/UFRJ, e Gilberto S. Martins, Departamento de Genética do Instituto de Biologia/UFRJ, pelo carinho com que me acolheram como aluna ouvinte na disciplina “Desenvolvimento reprodutivo vegetal: anatomia e regulação da expressão gênica I e II”, do Curso de Pós-Graduação em Genética/UFRJ, e pelo interesse em auxiliar-me na discussão dos resultados de *Cleome rosea*.;*

*À Prof<sup>ª</sup> Dr<sup>ª</sup> Maria Cleide de Mendonça, Departamento de Entomologia, Museu Nacional/UFRJ, pela amizade, estímulo e apoio sempre*

*providenciais nas horas de desânimo e cansaço e pela gentileza em consentir o uso de seu computador e de sua impressora;*

*À Prof<sup>te</sup> Dr<sup>a</sup> Vânia Gonçalves Esteves, Departamento de Botânica, Museu Nacional/UFRJ, pela criteriosa revisão do texto e pelas valiosas sugestões apresentadas;*

*Ao Biólogo Alexandre Soares, Departamento de Entomologia, Museu Nacional/UFRJ, por fornecer todo o material e técnica para a coleta de esfingídeos através de armadilha luminosa e pela identificação dos Lepidópteros coletados;*

*Ao Prof. Dr. Antônio José Mayé Nunes, da UFRJ, pela identificação das formigas;*

*Aos Professores do Curso de Pós-Graduação em Ciências Biológicas-Botânica, Museu Nacional/UFRJ, principalmente pelo espírito de colaboração com os alunos, durante as aulas ministradas, propiciando momentos agradáveis de convivência e profícuos de aprendizagem;*

*Ao Técnico de Laboratório Paulo Teixeira de Souza, pela amizade demonstrada ao longo de tantos anos de trabalho juntos e pela presteza e eficiência com que sempre me apoiou nos trabalhos de laboratório;*

*A todos os estagiários e ex-estagiários do Setor de Biologia Reprodutiva, que sempre demonstraram satisfação e entusiasmo em poder colaborar comigo, independente do tipo de atividade requisitada;*

*A Liliane Henriques Fernandes, pelo carinho e apoio demonstrados e pela imensa ajuda na solução de problemas relacionados com a informática.;*

*Ao Biólogo André Luiz Gomes da Silva, pela ajuda durante os trabalhos de campo e pelas valiosas sugestões;*

*Ao Dr. Luiz Antônio Alves de Lima, pela elaboração do abstract;*

*A todos os jardineiros do Horto Botânico do Museu Nacional/UFRJ, Amilton Gomes dos Santos, José Lúcio da Silva, Odyr Teixeira Vicente e, em especial, Antônio de Assis e Israel Gomes de Santana, pelo apoio na manutenção das plantas nos canteiros de cultivo e na casa de vegetação;*

*Ao Instituto Nacional de Meteorologia, pelo fornecimento dos dados de pluviosidade, temperatura, umidade relativa do ar, insolação e velocidade dos ventos, para a área de Maricá;*

*A todos aqueles que contribuíram direta ou indiretamente para a realização deste trabalho, expresso meus sinceros agradecimentos.*



## RESUMO

Este trabalho aborda estudos sobre a biologia floral, a fenologia e a reprodução de *Capparis lineata* Domb. ex Pers., *Capparis flexuosa* (L.) L. e *Cleome rosea* Vahl. ex DC., em áreas de restinga, localizadas em Itaipuaçu e Maricá (RJ, Brasil), no período de 1997 a 2000.

As duas espécies de *Capparis* apresentam flores brancas, planas, nectaríferas, perfumadas, hermafroditas e noturnas. As flores são polinizadas por esfingídeos, fato confirmado pelas observações de campo e pela presença de escamas de lepidópteros noturnos sobre os estigmas.

*Capparis lineata* é uma trepadeira pouco freqüente na área de estudos, apresenta floração anual e sincrônica que se estende de setembro (final da estação fria e seca) a dezembro (meados da estação quente e chuvosa), com pico em outubro. *Capparis flexuosa* tem hábito variando de arbusto prostrado a arvoreta e ocorre desde a zona da praia até a fimbria da mata, sendo muito freqüente nas comunidades densas e fechadas que ocorrem sobre os cordões arenosos. Apresenta floração extensa, durante cerca de 10 meses do ano, com vários episódios de emissão floral, os quais são mais sincrônicos nos meses de dezembro/janeiro e março (estação quente e chuvosa), quando as flores duram apenas uma noite e originam muitos frutos com muitas sementes. Nos episódios que ocorrem na estação fria e seca, as flores permanecem atrativas pela manhã, podendo ser polinizadas por *Xylocopa ordinaria*, originando, entretanto, frutos pequenos e com poucas sementes. São feitas considerações acerca do envolvimento de formigas na dispersão das sementes de *C. flexuosa*.

O estudo mostra uma grande variabilidade morfológica entre todas as espécies esfingófilas encontradas na área de estudo, além de uma forte sazonalidade do evento de floração das mesmas, que ocorre, predominantemente, na estação quente e chuvosa.

*Capparis lineata* e *C. flexuosa* são auto-incompatíveis, com proporções Fruto/Flor de 6,9% e 45%, respectivamente. A baixa produção de frutos em *C. lineata* foi investigada, tendo-se concluído que tanto a limitação de polinizadores quanto a falta de recursos energéticos maternos estão envolvidos no número de frutos produzidos por planta.

*Cleome rosea* é monocárpica, com ciclo de vida anual. As populações naturais e cultivadas apresentam sistema sexual subdióico, com plantas exclusivamente femininas, as quais emitem apenas flores pistiladas, e plantas poliníferas, que emitem flores hermafroditas (7,9% a 48,7%), estaminadas (50% a 92,1%) e pistiladas (0 a 2,4%). As flores são zigomorfas, de cor rosa, nectaríferas e polinizadas, principalmente, por borboletas. Flores hermafroditas apresentam hercogamia, que previne a auto-polinização espontânea. Nas plantas poliníferas, as flores hermafroditas, em geral, são emitidas na base das inflorescências e antecedem a emissão das flores estaminadas, caracterizando uma dicogamia inter-floral. São apresentadas evidências de que a presença de frutos na base das inflorescências inibe a emissão de novas flores hermafroditas e acelera o início da fase de emissão de flores estaminadas. A espécie é autocompatível. As sementes produzidas pelas plantas femininas são resultantes de xenogamia, enquanto que aquelas produzidas pelas plantas poliníferas podem ser resultantes de geitonogamia. Em condições naturais, as plantas femininas produzem mais frutos e sementes do que as plantas poliníferas. Os frutos das primeiras contêm sementes com menor índice de aborto e com maior taxa de germinação.



## ABSTRACT

This research covers studies about floral biology, phenology and reproductive system of *Capparis lineata* Domb. ex Pers., *Capparis flexuosa* (L.) L. and *Cleome rosea* Vahl. ex DC., at sandy coastal plains (“restingas”) of Maricá (RJ, Brasil), from 1997 to 2000.

The two species of *Capparis* present white, dish-type, nectariferous, scented, hermaphrodite and nocturnal flowers. The pollination by sphingids had been confirmed based on observation of natural populations and by the finding of nocturnal lepidoptera's scales over the stigmas.

*Capparis lineata* is a climber uncommon in the study area. It presents annual and synchronous flowering which remains from September (end of the cold and dry season) to December (middle of the hot and rainy season), with its peak in October. *Capparis flexuosa* varies from a prostrate shrub to a small tree and is found from the vicinity of the beach to the edge of the woods, being more common in the dense scrub communities at the sandy layers. It presents extensive flowering, during ten months in the year, with several episodes of floral emission, which are more synchronous in December, January and March (hot and rainy season), when the flowers last only one night, producing many fruits with many seeds. During the cold and dry season, the flowers remain attractive in the morning, and can be pollinated by *Xylocopa ordinaria*, generating, however, smaller fruits with fewer seeds. Considerations are risen about the participation of ants in the seed dispersion of *C. flexuosa*.

The study shows a great morphological variability between the flowers of all the sphingophyllous species found at the study area, and also a strong seasonality of the flowering periods, tending towards the wet and hot season.

*Capparis lineata* e *C. flexuosa* are self-incompatible, with Fruit/Flower proportions of 6.9% and 45%, respectively. The possible causes of the low fruit-set of *C. lineata* has been investigated and evidences of pollinator limitation and selective abortion of fruits is presented.

*Cleome rosea* is an annual monocarpic species. The natural and cultivated populations present female plants, with only pistillate flowers, and polliniferous plants, with

hermaphrodite (7.9% to 48.7%), staminate (50% to 92.1%) and pistilate flowers (0 to 2.4%), characterizing a subdioecious sexual system. The zygomorphic, pink, nectariferous flowers of *C. rosea* are mainly pollinated by butterflies. The hermaphrodites flowers have intra-floral hercogamy, which prevent the spontaneous self-pollination, and, in general, are produced at the base of the inflorescences and precede the emission of the staminate flowers, characterizing an inter-floral dicogamy. Evidences are showed that the presence of developing fruits at the base of the inflorescences inhibit the new hermaphrodite flowers and accelerate the beginning of the staminate phase of flower emission. The species is self-compatible. The seeds produced by the female plants are always cross-fertilized, while the seeds produced by the polliniferous plants may be self-fertilized by geitonogamy. In natural conditions, the female plants produce more fruits and seeds, with smaller rate of abortion and greater rate of germination than the polliniferous ones.

## ÍNDICE

I-INTRODUÇÃO.....	01
II-ÁREA DE ESTUDO.....	05
1. Situação geográfica e características climáticas.....	05
2. Ocorrência das espécies.....	08
III-MATERIAL E MÉTODOS.....	14
IV-RESULTADOS.....	21
1. Biologia floral de <i>Capparis lineata</i> .....	21
2. Sistema de Reprodução de <i>Capparis lineata</i> .....	31
2.1. Frutos e sementes de <i>Capparis lineata</i> .....	39
3. Biologia floral de <i>Capparis flexuosa</i> .....	45
4. Sistema de Reprodução de <i>Capparis flexuosa</i> .....	53
4.1. Frutos e sementes de <i>Capparis flexuosa</i> .....	55
5. <i>Capparis</i> na restinga: aspectos fenológicos.....	62
5.1. Estudos fenológicos em <i>Capparis lineata</i> .....	62
5.2. Estudos fenológicos em <i>Capparis flexuosa</i> .....	65
5.3. Observações sobre a polinização em <i>Capparis flexuosa</i> e em <i>Capparis lineata</i> , na restinga de Itaipuaçu.....	70
5.4. Observações fenológicas nas espécies esfingófilas das restingas do município de Maricá.....	78
6. Biologia floral de <i>Cleome rosea</i> .....	82
6.1. Observações sobre a polinização das flores de <i>Cleome rosea</i> .....	93
7. Estudo fenológico experimental de <i>Cleome rosea</i> em canteiros de cultivo.....	94
7.1. Floração.....	94
7.1.1. Atividade de floração e expressão sexual nas plantas individuais.....	94

7.1.2. Atividade de floração e expressão sexual nas inflorescências de <i>Cleome rosea</i> .....	100
8. Sistema de reprodução de <i>Cleome rosea</i> .....	104
8.1. Frutos de <i>Cleome rosea</i> .....	105
8.2. Análise da produção de frutos nas plantas andromonóicas e trimonóicas da população em cultivo.....	110
9. Análise comparativa entre as plantas femininas (flores pistiladas) e as andro e trimonóicas (flores hermafroditas), com relação ao sucesso reprodutivo .....	113
V- DISCUSSÃO E CONCLUSÕES .....	115
1. Biologia floral, polinização e fenologia de <i>Capparis lineata</i> e <i>C. flexuosa</i> , nas restingas do município de Maricá, RJ.....	115
2. Biologia da reprodução de <i>Capparis lineata</i> e <i>C. flexuosa</i> nas restingas do município de Maricá, RJ .....	124
3. Biologia floral e reprodutiva de <i>Cleome rosea</i> .....	134
VI- REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS .....	149



## I- INTRODUÇÃO

Nas restingas do município de Maricá a família Capparaceae está principalmente representada por três espécies: *Capparis lineata* Domb. ex Pers., *Capparis flexuosa* (L.) L. e *Cleome rosea* Vahl. ex. DC., as quais foram aqui investigadas quanto à biologia da reprodução.

Capparaceae é uma família típica dos trópicos e subtropicais semi-áridos (Bullock, 1995). Geralmente admite-se que Capparaceae esteja relacionada com Brassicaceae e que ambas as famílias possam ter evoluído a partir de um antepassado comum, no entanto, também se admitem relações com Papaveraceae e Resedaceae (Heywood, 1985). Recentemente, Judd *et al.* (1999) propuseram a inclusão de Capparaceae em Brassicaceae, subfamília Capparoidae, com base em caracteres morfológicos e na sequência do gene *rbcL*. Neste trabalho, as espécies estudadas foram tratadas como pertencentes à família Capparaceae.

O gênero *Capparis* L., com aproximadamente 250 espécies, é considerado o maior da família Capparaceae e está distribuído nas regiões tropicais e subtropicais, especialmente da África e das Américas (Jacobs, 1960). No Brasil, cerca de 15 espécies ocorrem, principalmente nas vegetações de caatingas e restingas (Barroso *et al.*, 1978). *Cleome* L. é o segundo maior gênero e um dos mais importantes de Capparaceae, compondo, com *Capparis*, dois terços das espécies da família (Cronquist, 1981). Com aproximadamente 200 espécies, está distribuído nas regiões tropicais e subtropicais da América, em toda África e Ásia, Malásia, Filipinas e Austrália e com apenas duas espécies na Europa (Ernst, 1963). No Brasil, o gênero apresenta 28 espécies e está amplamente distribuído, ocorrendo de norte a sul, preferencialmente em áreas abertas, ambiente ruderal, vegetação de caatingas, restingas, cerrados, nos campos alagados da região sul e, menos freqüentemente, nas florestas Atlântica e Amazônica (Costa e Silva, 2000).

*Capparis lineata* apresenta distribuição exclusiva no Brasil; ocorre desde a região norte até a sudeste, habitando várias feições de mata e de restinga (Costa e Silva, 1995). Nas restingas do município de Maricá, *C. lineata* apresenta distribuição restrita, sendo mais freqüente na localidade de Itaipuaçu, particularmente na área loteada do Jardim Atlântico, o que a torna uma espécie bastante vulnerável. *Capparis lineata* também não consta dos levantamentos realizados para Barra de Maricá (Silva & Somner, 1984), para

diversas áreas de restinga ao longo do litoral do Rio de Janeiro (Araújo & Henriques, 1984) e para o Parque Nacional da restinga de Jurubatiba e arredores (Vieira, Senna-Valle & Moura, 2001). A espécie é registrada para Maricá, próximo ao estrato arbóreo da restinga, onde a vegetação é densa (Louro & Santiago, 1984).

*Capparis flexuosa*, por sua vez, ocorre no Brasil, em todas as regiões, excetuando-se a sul; habita, preferencialmente vegetações mais secas como caatingas, matas secas com solos argilosos, restingas, dunas e afloramentos rochosos (Costa e Silva, 1995). Nas restingas do estado do Rio de Janeiro, ocorre no litoral norte fluminense, Cabo Frio, Araruama, Maricá, Itaipu, Jacarepaguá, Grumari, Marambaia e litoral sul fluminense, especialmente nas comunidades “thicket” baixo e “scrub” de *Clusia* (Araújo & Henriques, 1984). No Parque Nacional de Jurubatiba, ocorre nas áreas de restinga arbustiva aberta e na formação de mata de restinga (Vieira, Senna-Valle & Moura, 2001).

*Cleome rosea* possui ampla distribuição no Brasil, ocorrendo na Bahia, Minas Gerais, Espírito Santo, São Paulo, Paraná, Rio Grande do Sul e, especialmente, no Rio de Janeiro, onde é abundante em altitudes de 200m a 1100m, em lugares pedregosos, ambientes abertos e perturbados, jardins, áreas alagadas, sendo freqüente próximo ao litoral, em matas de restinga (Costa e Silva, 2000). Em Itaipuaçu forma densas populações em áreas parcialmente devastadas.

Algumas espécies de Capparaceae têm importância econômica e hortícula, destacando-se as alcaparras, que são obtidas de botões florais de *Capparis spinosa* L., enquanto outras são utilizadas como plantas ornamentais, especialmente *Cleome spinosa* Jacq., a flor-aranha, com suas flores brancas ou rosadas (Heywood, 1985). *Capparis flexuosa* fornece madeira branca ou amarelo-clara, compacta, dura, não elástica, apropriada para obras de torno e marcenaria, sendo também aproveitada como lenha; na medicina popular a raiz é utilizada como diurético, as folhas contra doenças cutâneas e o fruto como sedativo e antiespasmódico (Corrêa, 1978). Ressalta-se o grande potencial ornamental das espécies estudadas, já referido por Godinho (1995), Costa e Silva (1995, 2000) e Fuks & Costa e Silva (2000). Godinho (*l.c.*) sugere o aproveitamento paisagístico de *C. lineata* na guarnição de janelas, em treliças e caramanchões.

As Capparaceae do Brasil foram estudadas sob aspectos morfológicos e taxonômicos, especialmente as *Capparis* do Rio de Janeiro (Carvalho, 1959; Fuks & Costa e Silva, 2000), as *Capparis* de Pernambuco (Costa e Silva, 1995) e as *Cleome* do Brasil



(Costa e Silva, 2000). Estudos polínicos das espécies das restingas do Rio de Janeiro foram realizados por Gonçalves-Esteves & Ferreira (1994).

Os objetivos gerais deste trabalho foram estudar a biologia floral, a fenologia e a biologia da reprodução de *Capparis flexuosa*, *Capparis lineata* e *Cleome rosea*, na restinga, a fim de contribuir para o conhecimento da reprodução das espécies que compõem esta vegetação, tão característica do estado do Rio de Janeiro. Entre os estudos sobre a biologia da reprodução de espécies da restinga destacam-se os de Ormond & Leite (1987), Ormond *et al.* (1991, 1993, 1995, 1998), Pinheiro *et al.* (1994, 1995, 1999), Correia *et al.* (1993, 1999) e Moço & Pinheiro (1999). Estudos nessa área de pesquisa facilitam a compreensão da dinâmica das relações ecológicas e da estrutura biológica das restingas. Além disso, tais trabalhos vêm a acrescentar dados relevantes ao manejo adequado desses ecossistemas. Projetos de conservação e manejo de populações nativas tropicais estão diretamente relacionados à aquisição de conhecimentos sobre a biologia floral, fenologia, sistemas de cruzamento, polinização e mecanismos de dispersão (Kageyama & Piña-Rodrigues, 1993; Ramirez, 1997), sendo, a biologia reprodutiva, um dos aspectos mais importantes a serem considerados na seleção de espécies para programas de recuperação de áreas degradadas (Ramirez, *l.c.*). A restinga, em virtude dos variados aspectos que tomam parte na sua formação, compreende um mosaico de *habitats* que sustentam várias comunidades vegetais e rica flora (Dau, 1960; Suguio & Tessler, 1984; Silva & Oliveira, 1989). A avassaladora invasão e destruição das faixas litorâneas, provocada pela especulação imobiliária e outras ações antrópicas vêm descaracterizando a paisagem formada pelas dunas, lagoas e vegetação de restinga. Este fato bastaria para justificar o interesse, a necessidade e a urgência de estudos abrangendo o comportamento biológico e ecológico dos componentes florísticos.

Outros trabalhos que abordem aspectos relacionados com a biologia da reprodução em *Capparaceae* são escassos, destacando-se os de Stout (1923), Eisikowitch & *al.* (1986), Dafni *et al.* (1987), Ruiz Zapata (1994), Ruiz Zapata & Escala (1995), Pentanidou *et al.* (1996), Krupnick & Weis (1998) e Bianchi & Gibbs (2000). No Brasil, limitam-se a comunicações científicas (Lima *et al.*, 1998, 2001; Pinheiro *et al.*, 2001 e Machado *et al.*, 2001).

O motivo da escolha da família *Capparaceae* para tema deste trabalho provém do fato de que as espécies estudadas diferem com relação a diversos aspectos relacionados à biologia da reprodução e apresentam particularidades biológicas de amplo

interesse. Primeiramente, diferem quanto ao hábito e ao ciclo de vida. Assim, as espécies de *Capparis* são perenes, sendo *C. lineata* uma trepadeira e *C. flexuosa*, variando de arbusto prostrado a arvoreta. *Cleome rosea* é uma erva com ciclo de vida anual. Quanto ao sistema sexual, *Capparis flexuosa* e *C. lineata* são hermafroditas, mas diferem quanto aos padrões de floração, à atração que exercem sobre os polinizadores e, especialmente, quanto à produção de frutos. *Capparis lineata* apresenta uma baixa produtividade, decorrente, em parte, do aborto de uma fração dos frutos iniciados, constituindo excelente material para estudos sobre os efeitos da limitação da polinização e/ou de recursos energéticos maternos na produção de frutos. Em *Cleome rosea*, por sua vez, ocorrem plantas exclusivamente femininas, ao lado de plantas com flores hermafroditas e estaminadas emitidas em zonas diferenciadas das inflorescências, propiciando estudos sobre as proporções entre os diversos tipos florais e efeitos da hercogamia e dicogamia sobre o fluxo de pólen nas populações. Por ser autocompatível e de crescimento rápido, *C. rosea* constitui excelente instrumento para comparar viabilidade da progênie oriunda de autofertilização e de fertilização cruzada e, assim, observar efeitos do “inbreeding depression” e da multipaternidade. Diante de tão vasto campo de pesquisa, torna-se impossível realizar todos os experimentos necessários para esclarecer a infinidade de questões que surgiram ao longo do período de estudos. Esta tese representa, portanto, um primeiro ensaio em direção ao conhecimento da biologia reprodutiva das Capparaceae da restinga e engloba um elenco de informações que provavelmente nortearão as diretrizes para a continuidade da investigação das espécies enfocadas.

Este trabalho teve os seguintes objetivos específicos: estudar a biologia floral de *Capparis flexuosa*, *C. lineata* e *Cleome rosea*, enfatizando a dinâmica da atividade floral, as estruturas atrativas, as estruturas reprodutoras e a produção de recursos nutritivos para polinizadores; estudar a fenologia dessas espécies, caracterizando padrões de floração e de frutificação; inserir as espécies de *Capparis* num contexto anual de produção de flores pelas demais espécies esfingófilas da restinga; investigar possíveis fatores relacionados com a baixa produtividade de frutos em *C. lineata*; estudar a expressão sexual das flores e dos indivíduos de *Cleome rosea*; estudar o sistema de reprodução das três espécies; caracterizar as sementes quanto aos índices de germinação e sugerir prováveis mecanismos de dispersão.



## II- ÁREA DE ESTUDO

### 1. Situação geográfica e características climáticas

O estudo sobre as espécies de *Capparaceae* foi desenvolvido em populações naturais de restinga, no município de Maricá (Fig. 1), incluindo os distritos de Maricá e Itaipuaçu, Rio de Janeiro, no período de 1997 a 2000. Esta restinga situa-se no litoral fluminense, a aproximadamente 60km a leste do centro da cidade do Rio de Janeiro, entre as coordenadas de 22°56'15" a 22°58'12" S e 42°54'08" a 42°54'30" W. O clima da região é do tipo AW, tropical chuvoso, ou seja, verão quente com chuvas e inverno subseco (Koeppen, 1948, *apud* Silva, 1991).

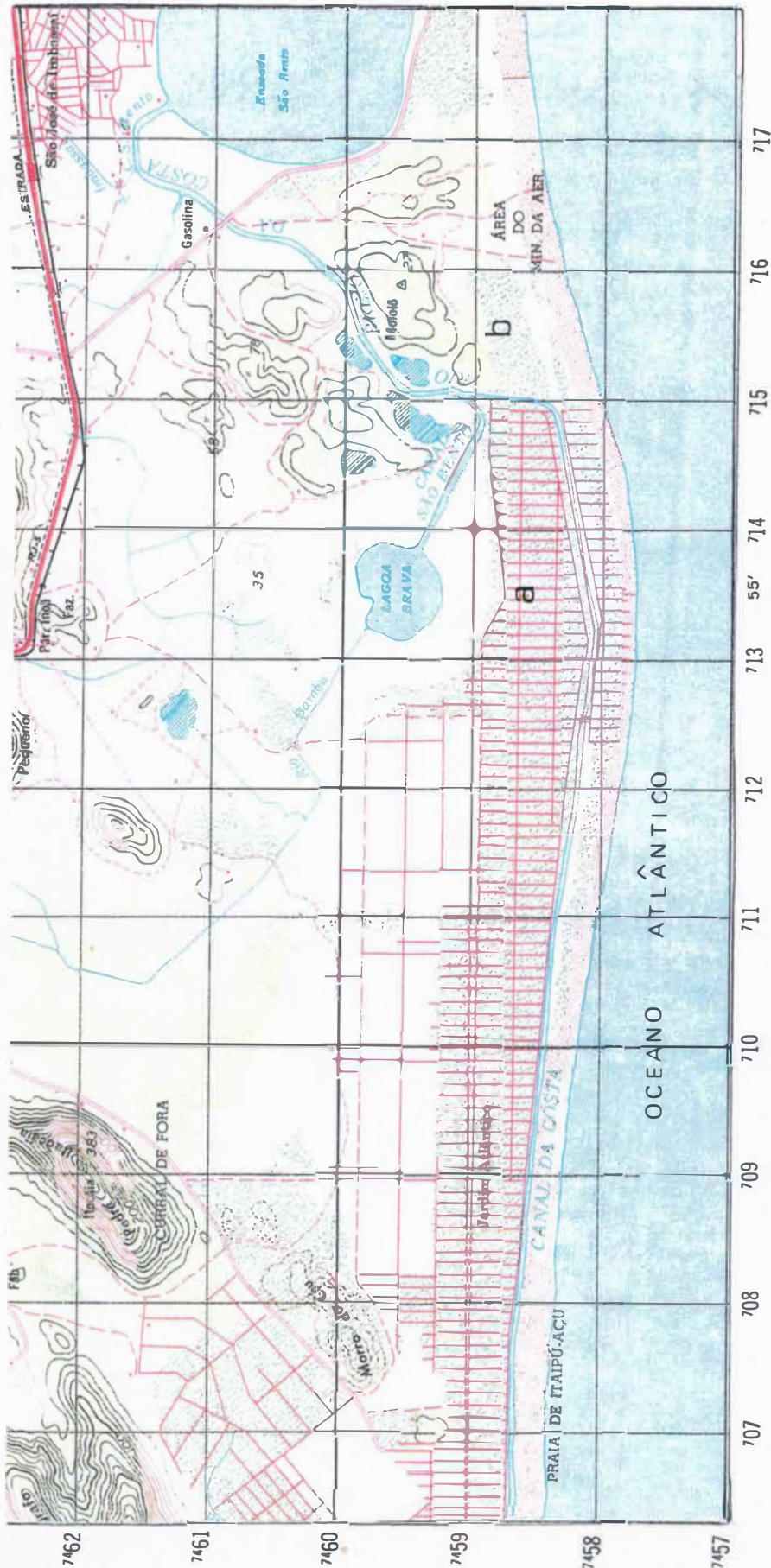
Duas áreas foram selecionadas para observações e experimentações de campo. Estão assinaladas na Fig. 1. A primeira localiza-se em Itaipuaçu, correspondendo a uma área loteada, com ilhas de vegetação preservada, submetida a intenso impacto antrópico, que vem se acelerando ano após ano. A segunda faz parte da área de proteção ambiental (APA de Maricá) e localiza-se próximo à base de informações da INFRAERO.

Os dados meteorológicos de temperatura e precipitação relativos ao período de estudos estão expressos na Fig. 2. Os dados referentes à umidade relativa do ar e insolação total (horas efetivas de sol por mês), na Fig. 3 e os dados relacionados com a velocidade dos ventos, na Fig. 4.

A temperatura média anual é de 23°C. Os meses mais quentes do ano foram janeiro e fevereiro, quando a média máxima de temperatura alcançou 32,4°C, em fevereiro de 1999. Os meses mais frios foram junho, julho e agosto, quando a média mínima de temperatura alcançou 14,5°C, em agosto de 1999. A mínima absoluta do período foi de 8,6°C, em 18/07/2000 e a máxima absoluta foi de 40,1°C, em 09/09/1997.

A precipitação média anual do período foi próxima de 1200mm, sendo mais abundante no verão do que no inverno. O período de maior estiagem está localizado entre abril e julho e os maiores valores de precipitação referem-se aos meses de dezembro, janeiro e fevereiro.

A umidade relativa do ar variou de 72% (fevereiro de 1997) a 87% (junho de 1999), com média próxima dos 80%.

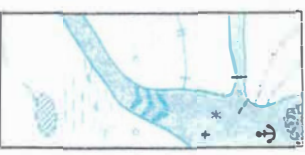


Escala 1:50.000



### RODOVIAS

- Transitável todo ano:
  - Revestimento sólido, duas ou mais vias
  - Revestimento solto ou ligeiro, duas ou mais vias
  - Revestimento sólido, uma via
  - Revestimento solto ou ligeiro, uma via
  - Transitável em tempo bom e seco, revestimento solto
  - Caminho, Trilho
- Superfície deformada, Areia
- Erva tropical, Cerrado, macega agreste
- Floresta, mata e bosque, Plantação



- Curso d'água intermitente
- Lago ou lagoa Intermitente
- Terreno sujeito a inundação
- Brejo ou pântano
- Pogo (água), Nascente
- Rápidos e cataratas grandes
- Rápidos e cataratas
- Rocha submersa e a descoberto
- Molhe e represa de alvenaria
- Ancoradouro, Rio seco ou de aluvião
- Recife rochoso



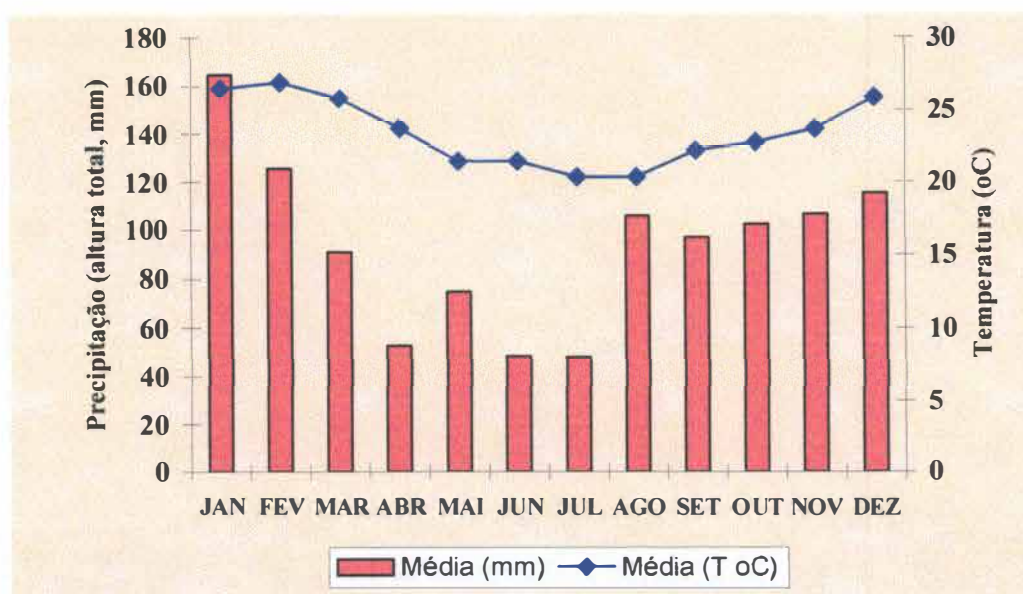


Fig. 2: Registros meteorológicos médios de temperatura e precipitação, para os anos de 1997 a 2000, tomados pelo Instituto Nacional de Meteorologia, estação 83089 (Maricá).

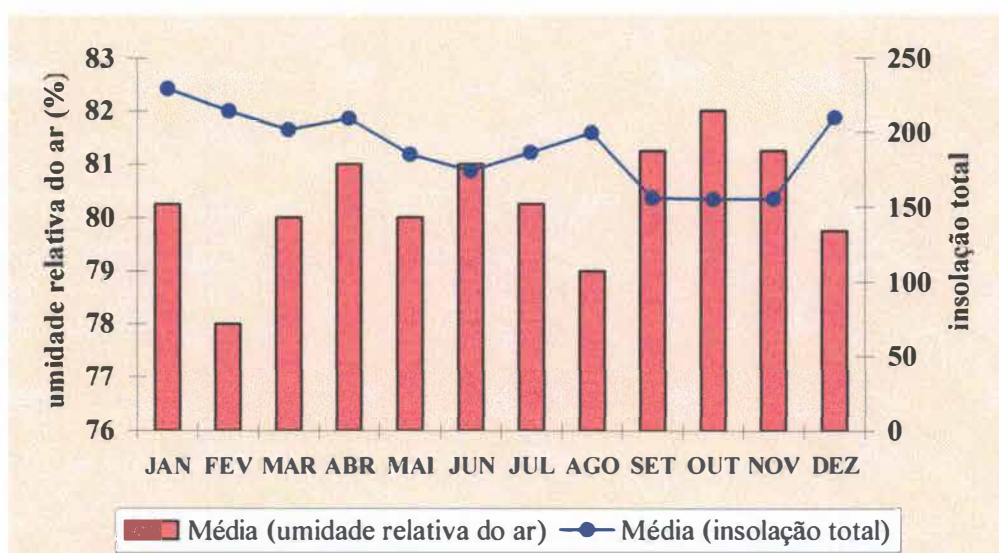


Fig. 3: Registros meteorológicos médios de umidade relativa do ar e insolação total, para os anos de 1997 a 2000, tomados pelo Instituto Nacional de Meteorologia, estação 83089 (Maricá).

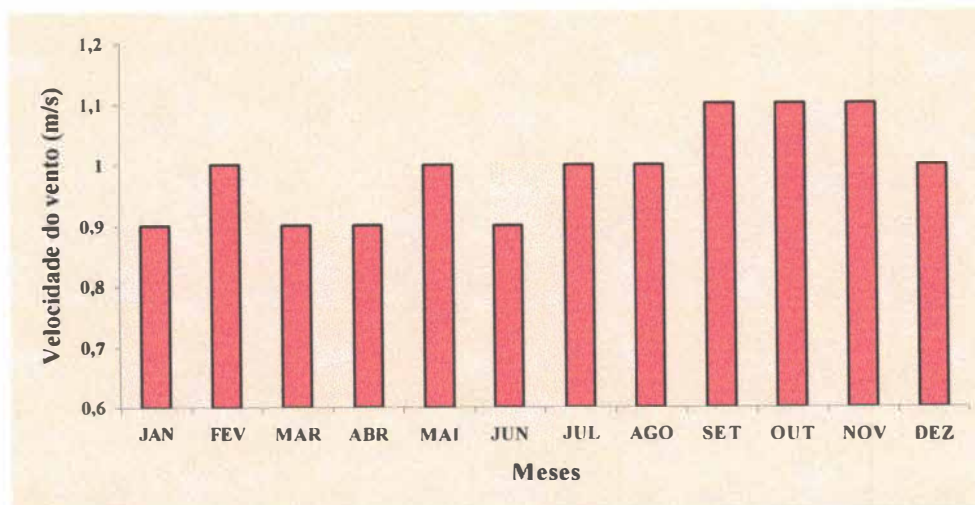


Fig. 4: Registros meteorológicos médios de velocidade do vento, para os anos de 1997 a 2000, tomados pelo Instituto Nacional de Meteorologia, estação 83089 (Maricá).

## 2. Ocorrência das espécies

Nas restingas do município de Maricá, *Capparis flexuosa* e *C. lineata* apresentam amplitude de dispersão e frequência diferentes. *Capparis flexuosa* está mais amplamente distribuída e ocorre nas duas áreas de estudo: APA de Maricá (próximo à base de informações da INFRAERO) e distrito de Itaipuaçu, enquanto que *C. lineata* está praticamente limitada ao segundo cordão arenoso da restinga de Itaipuaçu. Foi observada uma população na margem da estrada dos Cajueiros, em fímbria de mata. As Figs. 5a e b referem-se ao perfil das duas áreas de estudo, mostrando a ocorrência das espécies estudadas nas comunidades descritas por Silva e Oliveira (1989).

Em Itaipuaçu, *C. flexuosa* está distribuída continuamente na zona da praia, sujeita a marés ocasionais, e ao longo do 1º e 2º cordões arenosos. Na zona da praia, tem porte baixo-arbustivo, prostrado, com ramos muito tortuosos e próximos do solo, formando pequenas moitas isoladas, onde também destacam-se *Cereus fernambucensis* (L.) Lem. e *Guapira* sp. Entre as moitas esparsas ocorre uma vegetação típica das comunidades halófitas e psamófitas, como *Ipomoea pes-caprae* (L.) Sweet, *I. littoralis* Boiss., *Mollugo*



*verticilata* (Desv.) DC. e *Remirea maritima* Aubl. Após grandes ressacas, apresentam-se com poucas folhas, mas regeneram-se (Fig. 6). À medida que os indivíduos de *C. flexuosa* afastam-se do mar, em direção à restinga interna, passam a ter hábito arbustivo a arbóreo (Fig. 7), muito ramificados, exibindo ramos escandentes que emergem da copa, destacando-se acima da vegetação arbustiva densa e fechada, observada sobre os cordões arenosos (Fig. 8). Na parte mais alta do primeiro cordão arenoso, ocorrem junto com *C. flexuosa*: *Bumelia obtusifolia* R. & S., *Guapira* sp e *Schinus terebinthifolius* Raddi. Na parte posterior do mesmo, destacam-se *Guettarda viburnoides* Ch. & Schl., *Pithecelobium tortum* Mart. e *Heteropterys chrysophylla* (Lam.) Kunth. *Capparis flexuosa* e *C. lineata* são simpátricas ao longo do segundo cordão arenoso, sobre o qual observa-se uma comunidade densa e fechada, com espécies de porte arbóreo-arbustivo e lianas, destacando-se: *Aspidosperma pyricollum* M. Arg., *Byrsonima sericea* DC., *Cupania emarginata* Camb., *Swartzia apetala* Raddi, *Clusia lanceolata* Camb., *Gomidesia* spp., *Lundia cordata* DC., *Arrabidaea conjugata* (Vell.) Mart., *Paullinia weinmanniaefolia* Mart., *P. coriacea* Casar, *Serjania* spp. Nesta área, os ramos escandentes de *C. flexuosa* atingem cerca de 4m de altura. Quando os indivíduos estão isolados, sem suporte de plantas vizinhas, formam arbustos e pequenas arvoretas, ou são baixas, com ramos longos, próximos do solo, no caso de plantas jovens.

Em Maricá, *C. flexuosa* não está presente na zona da praia, ocorrendo no primeiro e segundo cordões arenosos. Nas duas áreas de estudo, *C. flexuosa* também ocorre em comunidades de restinga aberta, onde a vegetação é descontínua, formada por moitas intercaladas por clareiras com esparsa cobertura herbácea ou baixo-arbustiva.

*Capparis lineata* é uma trepadeira, muito ramificada, com ramos herbáceos, muito longos, os quais se apoiam nas plantas vizinhas, de modo a cobrirem o topo das mesmas. Ocupam, assim, diferentes alturas na comunidade, tendo-se observado ramos a cerca de 3m do solo (Fig. 9). Quando isoladas, na falta de um suporte, os ramos dispõem-se sobre o solo, formando pequenas moitas arredondadas, distendidas sobre a superfície do solo. Nas áreas queimadas ou desmatadas, observam-se rebrotos, que crescem rapidamente, atestando alto poder de regeneração (Fig. 10).

**COMUNIDADES VEGETAIS**  
(Silva & Oliveira, 1989)

- |    |                      |
|----|----------------------|
| A- | Halófitas            |
| B- | Psamófitas-reptantes |
| C- | Pós-praia            |
| D- | 1º Cordão arenoso    |
| E- | Brejo herbáceo       |
| F- | 2º Cordão arenoso    |
| G- | Restinga aberta      |
| H- | Áreas inundáveis     |

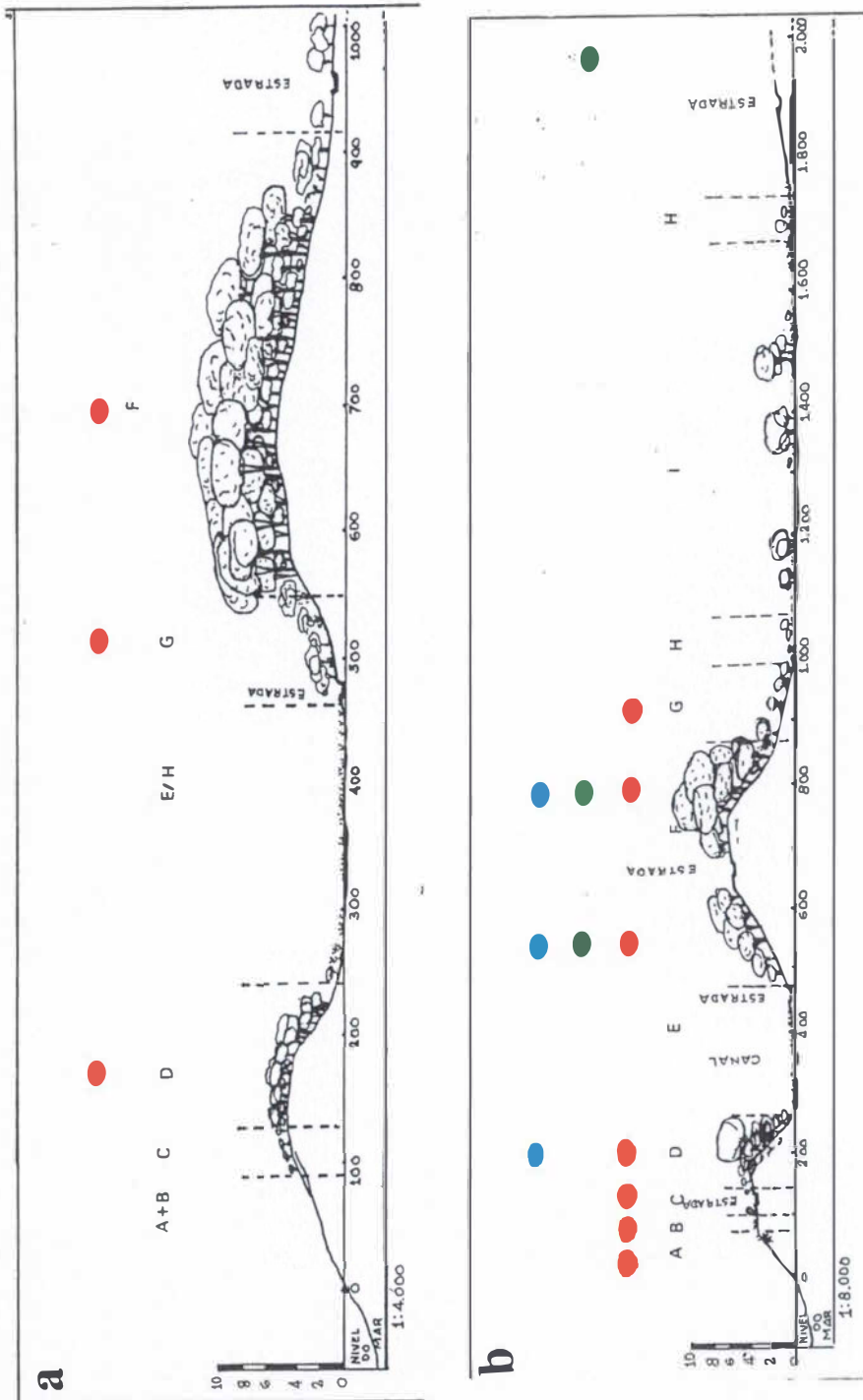


Fig. 5: Perfil das duas áreas de estudo, mostrando a distribuição das espécies estudadas nas comunidades vegetais descritas por Silva & Oliveira (1989); a- Perfil próximo ao Posto de Rastreamento da Aeronáutica, em Barra de Maricá; b- Perfil de um trecho em Itaipuaçu, em direção à Lagoa Brava (● = *Capparis flexuosa*; ● = *C. lineata*; ● = *Cleome*





Fig. 6: Hábito prostrado de *Capparis flexuosa* na beira da praia, em Itaipuaçu.

Fig. 7: *Capparis flexuosa* com hábito arbustivo, em terreno devastado do 2º cordão arenoso (Itaipuaçu).

Fig. 8: Ramos escandentes de *Capparis flexuosa*, hábito típico das comunidades densas e fechadas do 1º e 2º cordões arenosos.





Fig. 9: *Capparis lineata* sobre planta suporte. Notar ramos com frutos no alto.

Fig. 10: Rebrote de *Capparis lineata* após limpeza do terreno, atestando alto poder de regeneração.



*Cleome rosea* é uma erva anual, ereta, com 40 a 80cm de altura e, dentro da área de estudo, só foi registrada em Itaipuaçu. De um modo geral, as populações são formadas por diversos indivíduos próximos entre si, localizados em áreas abertas, ensolaradas e degradadas (Fig. 11). Todas as populações de *C. rosea* observadas localizavam-se entre o primeiro e o segundo cordões arenosos.



Fig. 11: População natural de *Cleome rosea* no 2º cordão arenoso da restinga de Itaipuaçu.

### III. MATERIAL E MÉTODOS

Durante os estudos foram feitas excursões quinzenais, com duração de 1 dia, visando à obtenção de registros fenológicos. No período de floração das espécies, as excursões tornaram-se semanais, com duração de 2 a 3 dias. No ano de 1998, as observações de campo foram feitas durante 16 dias consecutivos, ao longo dos meses de dezembro e janeiro, quando as três espécies estavam florindo.

As excursões tiveram os seguintes objetivos gerais: demarcação de áreas de observação e de experimentação; coleta de material para observações em laboratório; observações de campo sobre a atividade floral, a atividade fenológica e a ecologia da polinização; aplicação e acompanhamento dos experimentos de campo; pesquisa para localização, observação e coleta de plântulas; obtenção de registros fotográficos.

Todos os resultados apresentados para *Capparis lineata* e *C. flexuosa* e parte dos resultados de *Cleome rosea* foram obtidos em populações naturais das restingas do município de Maricá.

Os dados climatológicos foram obtidos através do INMET (6<sup>a</sup> Distrito, RJ), para a região de Maricá, no período de 1997 a 2000.

Para o estudo de *C. rosea*, diversas plantas foram mantidas em cultivo nos canteiros do Horto Botânico do Museu Nacional. As populações de cultivo foram obtidas através de sementes coletadas, ao acaso, de várias plantas da restinga. Estas sementes foram colocadas para germinar em bandejas plásticas, com terra preta, as quais foram mantidas em casa de vegetação telada. Plântulas com 10 a 15cm de altura foram transplantadas para canteiros definitivos, também com terra preta, expostos à luz solar. Durante todos os anos de estudo, repetiu-se esse procedimento, a fim de manter um estoque de plantas em cultivo para experimentação, confirmação dos resultados obtidos e fonte de material para análises no laboratório.

O período de atividade floral das flores das três espécies em estudo foi acompanhado, no campo, desde a fase inicial de abertura dos botões até a queda das flores e/ou o desenvolvimento dos frutos. Para isso, diversos indivíduos tiveram inflorescências, com botões próximos da abertura, marcadas. Foram feitas observações periódicas, em intervalos de 15 a 30min, durante as horas próximas da abertura dos botões até a deiscência das anteras. Adicionalmente, registraram-se os horários de secreção de néctar, de



eliminação de odor, além das modificações do estigma, relacionadas à receptividade. A longevidade floral, assim como as alterações decorrentes do tempo de vida das flores também foram acompanhadas, durante as horas e/ou dias subseqüentes à abertura das mesmas. Estas observações foram repetidas em vários dias, ao longo da floração, a fim de detectarem-se possíveis variações decorrentes das condições atmosféricas (dias úmidos / dias ensolarados) e/ou climáticas (estação fria e seca / estação quente e úmida).

Para cada espécie, as medidas das diferentes estruturas florais como sépalas, pétalas, estames, anteras, ginóforo, ovário e nectários foram tomadas em material coletado no campo e fixado em álcool 70%, utilizando-se régua milimétrica, sob microscópio estereoscópico. No caso de *Cleome rosea*, estas medidas foram tomadas para flores hermafroditas, pistiladas e estaminadas e submetidas ao teste de diferença entre as médias (Vieira, 1981). O número de óvulos por ovário foi diretamente contado, com o auxílio de microscópio estereoscópico, utilizando-se uma amostra de 8 a 10 flores para cada espécie, preservadas em álcool 70%. No texto, as médias obtidas estão acompanhadas do número total da amostra (N), do desvio da amostra ou dos valores mínimo e máximo observados.

Outras observações foram realizadas em flores frescas tais como cor das pétalas, eliminação de odor, simetria floral, disposição das pétalas, estames e gineceu, ao longo de todo o período de atividade das flores; medidas como diâmetro das flores e distância entre estigma e antera mais próxima (brecha de polinização – Ruiz Zapata, 1994) também foram tomadas a partir de flores frescas. Para verificar a presença de osmóforos nas flores de *C. lineata* e de *C. flexuosa*, foi utilizado o teste do vermelho-neutro (Vogel, 1963).

As flores foram classificadas quanto à forma floral, de acordo com Faegri & Pijl (1971). As inflorescências foram classificadas segundo Barroso *et al.* (1997).

As medidas de concentração do néctar foram tomadas no campo, na área de Itaipuaçu, em diversos horários, em flores isoladas da visitação por antófilos. O néctar foi coletado através de micropipeta com capacidade para 50µl e a concentração foi aferida em refratômetro de bolso (Atago Hand Refractometer N1 – percentagem expressa em gramas de sacarose, em 100g de solução de sacarose).

Para avaliar a presença e classificar o odor, utilizaram-se flores frescas, que tiveram suas estruturas isoladas e depositadas em recipientes de vidro, pequenos, limpos e fechados, visando promover a concentração da fragrância emitida. Após quinze minutos, os recipientes foram destampados e o conteúdo imediatamente cheirado. A presença de

odor no néctar de *C. rosea* foi confirmada utilizando-se o mesmo procedimento, com o néctar embebido em papel de filtro.

Todas as observações referentes aos grãos de pólen foram feitas a partir de flores frescas, coletadas das populações naturais. A viabilidade, expressa em porcentagem, foi estimada utilizando-se carmim acético (Alexander, 1980). A presença de substâncias lipídicas sobre a exina foi identificada através da reação com o Sudan III (Johansen, 1940). As medidas referentes aos grãos de pólen foram tomadas em microscópio ótico, com régua micrométrica, utilizando-se material não acetolizado. A presença de amido no conteúdo citoplasmático dos grãos de pólen foi detectada através da reação com lugol (Johansen, 1940), em diversos estádios do desenvolvimento do botão floral e nas flores em antese.

Os estigmas foram examinados sob microscópio estereoscópico e ótico e classificados de acordo com Heslop-Harrison & Shivanna (1977). A presença de secreção lipídica na área estigmática receptiva foi testada com Sudan III (Johansen, 1940).

O sistema de reprodução das três espécies foi estudado mediante uma série de experimentos de polinização, de acordo com a metodologia descrita por Ormond (1973), quantificando-se, posteriormente, a formação de frutos e, em *C. lineata*, de sementes.

**1-Autopolinização espontânea (Autogamia):** botões em pré-antese foram ensacados e mantidos assim até o final do experimento.

**2-Autopolinização induzida (Autocompatibilidade):** botões em pré-antese foram ensacados. Após a abertura dos mesmos, procedeu-se à polinização manual dos estigmas receptivos com pólen da mesma flor.

**3-Polinização cruzada (Geitonogamia):** botões em pré-antese foram emasculados e ensacados. Após a abertura dos mesmos, procedeu-se à polinização manual dos estigmas receptivos com pólen de outras flores da mesma planta, também previamente ensacadas.

**4-Polinização cruzada (Xenogamia):** botões em pré-antese foram emasculados e ensacados. Após a abertura dos mesmos, procedeu-se à polinização manual dos estigmas receptivos com pólen de flores de outras plantas da mesma espécie, também previamente ensacadas.

**5-Apomixia:** botões em pré-antese foram emasculados, ensacados e não polinizados.

**6-Controle – polinização em condições naturais:** flores não submetidas a tratamento e nem ensacadas foram marcadas e acompanhadas. Os resultados desse experimento foram utilizados para o cálculo da razão Fruto/Flor (Fr/FI), conforme Sutherland & Delph (1984).



Em *C. lineata* e em *C. flexuosa* todos os experimentos de polinização foram feitos em populações naturais de Itaipuaçu, entre 21h e 23h. Um número pequeno de polinizações cruzadas entre flores de plantas diferentes foi feito pela manhã, entre 7h e 8h, apenas para verificar a receptividade do estigma nesse período.

No caso de *Cleome rosea*, foram aplicados experimentos de polinização, simulando todas as possíveis transferências de pólen, já que flores estaminadas e hermafroditas podem funcionar como doadoras de pólen e flores pistiladas e hermafroditas como receptoras. Em função da fragilidade das flores e das inflorescências de *C. rosea*, para proceder às polinizações manuais, as inflorescências foram reforçadas com uma estaca fina, mas resistente, e, posteriormente, foram totalmente ensacadas. À medida que os botões se aproximavam da fase de abertura, eram destinados para os diversos testes. As flores submetidas às polinizações manuais foram então marcadas com linha colorida, cada cor referindo-se a um tipo de experimento. Todos os testes aplicados para *C. rosea* foram implementados nos canteiros de cultivo, pela manhã, entre 8h e 10h.

Para estabelecer-se o grau de autocompatibilidade, calculou-se o índice de autocompatibilidade (IAC), conforme Lloyd & Shoen (1992), que é o resultado da divisão entre a percentagem de frutos formados por polinizações artificiais que resultam em autofertilização (autogamia e geitonogamia) e a percentagem de frutos formados por polinizações cruzadas que resultam em fertilização cruzada (xenogamia). Plantas com IAC superior a 0,75 são consideradas autocompatíveis. Também foi calculado para *C. rosea* o índice de autogamia (IAG), estabelecido por Ruiz Zapata & Arroyo (1978), que é o resultado da divisão entre a percentagem de frutos formados por autopolinização espontânea e a percentagem de frutos formados por autopolinizações induzidas. Plantas com IAG superior a 0,75 são consideradas autogâmicas verdadeiras. Adicionalmente, foi calculado o índice de autofertilidade (IAf), estabelecido por Lloyd & Shoen (1992), que resulta da divisão entre a percentagem de frutos formados por flores ensacadas e a percentagem de frutos formados por flores cruzadas.

No estudo do sistema de reprodução de *C. lineata*, foram feitas polinizações manuais, cruzadas, entre flores de plantas diferentes, utilizando-se alta e baixa cargas de pólen. No primeiro caso, toda a área receptiva do estigma recebeu grande quantidade de pólen, ao passo que no segundo caso, somente parte do estigma recebeu pólen. Os frutos formados a partir das polinizações com alta carga de pólen foram medidos periodicamente, com auxílio de paquímetro, desde o início do desenvolvimento do frutículo até a

maturidade dos frutos. Neste experimento, registrou-se a queda de frutículos ao longo do período de desenvolvimento dos mesmos. Chamou-se de frutículo, os frutos em fase inicial de desenvolvimento. A queda de frutículos iniciados a partir de polinizações naturais também foi registrada nas seguintes situações: (1) frutículos iniciados foram marcados ao acaso; (2) primeiros frutículos iniciados nos ramos floríferos foram marcados; (3) frutículos iniciados em ramos floríferos que já sustentavam fruto em estágio mais adiantado de desenvolvimento foram marcados. Os frutos maduros de *C. lineata* foram pesados em balança analítica, com capacidade para 610g.

O tamanho da progênie e a razão semente/óvulo (S/O) foram determinados em populações naturais coletando-se, ao acaso, diversos frutos por espécie. Os frutos foram coletados quando atingiram a maturidade. No caso de *Capparis flexuosa* e de *Cleome rosea*, os frutos foram coletados antes da deiscência. O fruto de *C. rosea* foi classificado de acordo com Costa e Silva (2000). Foram consideradas viáveis aquelas sementes com pleno desenvolvimento e com embrião aparentemente sadio. A viabilidade das sementes foi confirmada através do teste com sal de tetrazólio (Delouche *et al.*, 1976), ou através de germinação. Foram consideradas abortadas aquelas sementes murchas, com desenvolvimento prejudicado. Em *C. lineata*, foram também consideradas abortadas sementes com pleno desenvolvimento, mas com embriões secos ou desfeitos, formando, neste caso, uma massa gelatinosa. Essas sementes rachavam facilmente quando pressionadas entre os dedos. A razão S/O foi obtida através da divisão entre o número médio de sementes viáveis por fruto e o número médio de óvulos por ovário (Wiens, 1984).

As medidas das sementes foram feitas em microscópio estereoscópico ou a olho nu, com régua milimetrada ou paquímetro. A presença de óleo na cobertura seminal foi verificada com Sudan III (Johansen, 1940). As síndromes de dispersão foram estabelecidas pelas características das sementes, reforçadas por observações de campo.

Em *C. flexuosa*, o número de flores por inflorescência foi determinado contando-se os frutos e as cicatrizes deixadas pelos pedicelos florais, em inflorescências com frutos jovens. O mesmo procedimento foi utilizado para estimar a relação fruto/flor (Fr/FI) em diferentes períodos do ano.

Para o estudo da fenologia das espécies de *Capparis*, 14 plantas de *C. lineata* e 10 plantas de *C. flexuosa*, previamente marcadas, foram acompanhadas



quinzenalmente, todas em Itaipuaçu. Observações adicionais em plantas não marcadas e em plantas de Maricá, no caso de *C. flexuosa*, foram feitas periodicamente.

No ano de 1998, os frutos de 20 plantas de *C. lineata* foram contados após período de floração e antes do total amadurecimento dos mesmos. O número de frutos foi relacionado com o porte e o grau de ramificação das plantas aferidas.

A análise quantitativa do número de flores emitidas e do sexo das mesmas, ao longo do período de floração de *C. rosea*, foi realizada nos canteiros de cultivo. Quarenta e quatro plantas foram acompanhadas por, pelo menos, 40 dias consecutivos, no período de emissão de flores, a fim de se verificar a distribuição do sexo das flores nas plantas. Treze plantas desse grupo foram escolhidas e acompanhadas, diariamente, até o final do ciclo de vida das mesmas, tendo-se registrado, também, a produção de frutos por inflorescência. Os dados assim obtidos foram utilizados para avaliar o número e a expressão sexual das flores ao longo das inflorescências, o ritmo de emissão das mesmas e para correlacionar a produção de frutos com a expressão sexual das flores. As treze plantas referidas foram escolhidas seguindo-se os seguintes critérios: aspecto saudável e representação de plantas dos três tipos observados (femininas, andromonóicas e trimonóicas). A classificação das flores e das plantas individuais de *C. rosea* baseou-se em Frankel & Galun (1977). Populações naturais de *C. rosea* também foram acompanhadas a fim de observar as proporções de plantas femininas e poliníferas, bem como avaliar a produção de frutos e de sementes nos dois tipos de plantas.

Os ensaios de germinação das sementes de *C. lineata* foram feitos em ambiente de laboratório, sem luz e temperatura controladas, embora todos os ensaios estivessem submetidos às mesmas condições (recipientes, número de sementes, substrato arenoso da restinga, luz e temperatura e suprimento de água iguais). Sementes viáveis foram retiradas de frutos maduros, coletados de diversas plantas da restinga. Todas tiveram o arilo removido manualmente com o auxílio de papel absorvente. Foram, então, separadas em 6 lotes, cada um com 12 sementes, os quais foram submetidos aos seguintes tratamentos: (1) confirmação da viabilidade com sal de tetrazólio (Delouche *et al.*, 1976); (2) testa totalmente removida; (3) testa rachada; (4) banho de  $H_2SO_4$  cc, por 1min; (5) banho em água fervendo, por 1 min; (6) controle- nenhum tratamento.

No caso de *C. flexuosa*, os ensaios foram feitos com diversos substratos e utilizando-se sementes com arilo e sem arilo, também em condições de laboratório. Para os ensaios que envolveram soterramento das sementes, foram utilizadas sementes

aparentemente viáveis, recém liberadas, com arilo, sobre as quais foram depositadas camadas de terra com 3cm, 6cm e 9cm.

No caso de *Cleome rosea*, foram colocados para germinar diversos lotes de sementes oriundas de plantas femininas e de plantas andro ou trimonóicas, de populações naturais, para comparar os índices de germinação. Foram utilizadas bandejas plásticas e terra preta como substrato. As bandejas foram mantidas em casa de vegetação. A progênie obtida foi avaliada quanto ao sexo das flores emitidas, em alguns ensaios, a fim de se obter resultados preliminares acerca da herança da esterilidade masculina.

O estudo da polinização das espécies de *Capparis* envolveu três procedimentos: (1) observações diretas, no campo, totalizando um esforço de observação de cerca de 70 horas para *C. flexuosa* e de cerca de 45 horas para *C. lineata*. Essas observações incluíram todos os horários entre 18h e 12h do dia seguinte à abertura das flores, durante vários dias. Quando possível, os visitantes foram coletados com saco plástico ou com puçá, no momento da visita, para posterior identificação; (2) a dificuldade encontrada para observar e coletar visitantes noturnos em *C. lineata* levou-nos a utilizar armadilha luminosa, conforme metodologia adotada por Haber & Frankie (1989); (3) estigmas das flores foram coletados, ao acaso, em diversas plantas, no início do dia, e analisados sob microscópio estereoscópico quanto à presença de escamas de lepidópteros, ao longo dos meses de floração (Cruden & Kinsman, 1976).

O estudo da fenologia da floração das demais espécies esfingófilas da restinga de Maricá, foi feito com base em observações de campo, durante o período de estudo, acrescidas dos registros tomados por ocasião das excursões científicas referentes ao “Programa biologia floral e reprodução das Angiospermas”, durante os anos de 1988 a 1990. Foram classificados os tipos florais (Faegri & Pijl, 1971) e os padrões de floração das espécies esfingófilas (Haber & Frankie, 1989).

## IV. RESULTADOS

### 1. Biologia floral de *Capparis lineata*

Em *Capparis lineata*, as inflorescências são do tipo botrióide racemoso, formadas por paracládios reduzidos a uma flor. Somente as brácteas distais (de 4 a 8) dos ramos floríferos são férteis.

As flores são actinomorfas, hermafroditas e tetrâmeras, medindo cerca de 3,5cm de diâmetro. Possuem corola dialipétala, plana, do tipo cruciforme, com coloração que varia do branco esverdeado ao creme. São noturnas, nectaríferas, odoríferas e do tipo “brush”, em função da presença de androceu com numerosos estames (Fig. 12).



Fig. 12: Flor de *Capparis lineata*.



Os botões florais são globosos e o processo de abertura floral é lento, prolongando-se por cerca de 24 horas, conforme ilustrado na Fig. 13. Inicia-se com a deflexão das sépalas, na noite anterior à do início da atividade floral, entre 19h e 20h. Com as sépalas deflexas, ficam expostos os nectários florais. Tal fato caracteriza a pré-antese e os botões permanecem com aspecto morfológicamente inalterado até por volta das 15h30min do dia seguinte. Por esta ocasião, observa-se o afrouxamento das pétalas, que propicia o aparecimento de uma abertura na porção superior do botão, permitindo a visualização do estigma. O processo de distensão das pétalas prossegue e é acompanhado pelo estiramento gradual do ginóforo e dos filetes. Estes últimos, quando nos botões, encontram-se dobrados e torcidos, em torno do eixo central da flor, ocupado pelo gineceu. Entre 16h50min e 17h50min, as flores encontram-se semi-abertas. O gineceu e os estames ainda não apresentam-se completamente distendidos, embora não estejam mais contidos pela corola. Entre 17h15min e 18h30min, a maioria das flores completa o processo de abertura. De um modo geral, por volta das 17h30min, inicia-se a eliminação de odor suave pelas flores recém abertas, o qual intensifica-se a partir das 18h30min. Os estames e as pétalas secretam aroma adocicado, muito agradável e intenso. As demais estruturas florais exalam o mesmo tipo de aroma, porém com menor intensidade. Não há osmóforos nas flores.

O período de atividade floral inicia-se entre 18h e 19h30min, caracterizando-se pela deiscência das anteras, pela receptividade do estigma, secreção de néctar e eliminação de forte odor. Prolonga-se pela noite e toda a manhã seguinte, quando as flores ainda apresentam grãos de pólen, muito néctar e são intensamente visitadas por antófilos diurnos. Pela manhã, o odor é menos intenso do que durante a noite.

O cálice, dialissépalo e de cor verde, é revestido na sua face dorsal por tricomas estrelados que se estendem desde as margens das sépalas até o pedicelo floral e ramos. As sépalas medem 0,96cm de comprimento ( $N=12$ ; desvio=0,057) e 0,57cm de largura ( $N=12$ ; desvio=0,086).

As pétalas são obovais, glabras, côncavas, alternas com as sépalas e medem em média 1,87cm de comprimento ( $N=53$ ; desvio=0,117) e 1,55cm de largura ( $N=53$ ; desvio=0,179).

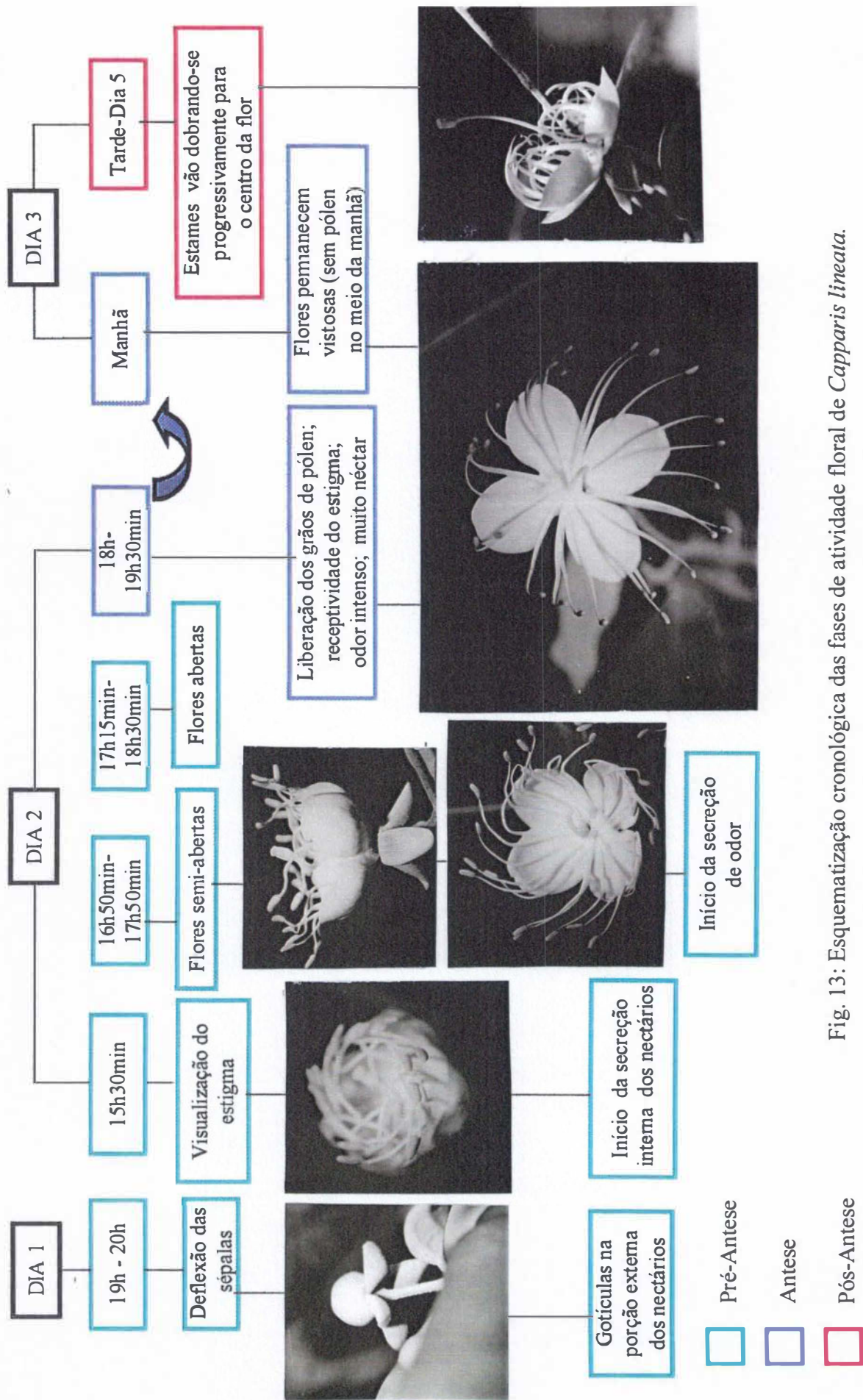


Fig. 13: Esquematização cronológica das fases de atividade floral de *Capparis lineata*.

Os nectários florais são em número de quatro, com coloração verde e bordos laterais revestidos por tricomas também estrelados. Localizam-se na base da porção central das sépalas, de modo que cada pétala fica inserida entre dois nectários vizinhos. Os nectários têm em média 2,52mm de comprimento ( $N=47$ ; desvio=0,521) por 2,33mm de largura ( $N=47$ ; desvio=0,492), são laminares, eretos na porção apical e apresentam duas áreas secretoras: uma ventral, voltada para o centro da flor e uma dorsal, voltada para fora e totalmente exposta após a deflexão das sépalas (Figs. 14 e 15).

As duas áreas secretoras de néctar diferem quanto ao período de atividade, à quantidade de secreção produzida, à forma de apresentação do néctar e à utilização por visitantes antófilos (Quadro 1).

A área secretora ventral localiza-se na base da face ventral do nectário (Fig. 14). O néctar aí secretado escorre e acumula-se numa câmara nectarífera, juntando-se à secreção dos demais nectários. Esse néctar começa a ser produzido às 15h30min, nos botões em pré-antese e está presente até o final da manhã seguinte à abertura floral; é utilizado como recurso alimentar pelos visitantes e polinizadores. A variação da concentração deste néctar foi medida entre 20h e 15h da tarde seguinte, tendo-se registrado concentração média de 19,5%. Durante todo o período noturno, verifica-se uma variação mínima na concentração do néctar, que tende a cair a partir de 4h da manhã (Fig. 16).

A área secretora dorsal do nectário localiza-se na porção superior da face dorsal da estrutura glandular e secreta uma gota, totalmente exposta, no botão em pré-antese, após a deflexão das sépalas (Fig. 15). Esse néctar é utilizado por formiga (*Pseudomyrmex* sp.) e por vespa e não é mais secretado ao longo da antese. Os botões florais de *C. lineata* não são predados, ainda que a abelha *Trigona spinipes*, predadora de botões florais de muitas espécies da restinga, esteja presente nas populações.





Fig. 14: Nectários florais de *Capparis lineata*- Vista das áreas secretoras ventrais dos quatro nectários (o androginóforo central e duas das pétalas foram removidos).



Fig. 15: Nectários florais de *Capparis lineata*- Vista da área secretora dorsal, funcional nos botões em pré-antese, por ocasião da deflexão das sépalas.

Quadro 1: Características diferenciais entre as áreas secretoras dos nectários de <i>Capparis lineata</i>		
	Área secretora dorsal	Área secretora ventral
Localização	Externa, néctar totalmente exposto	Interna, néctar não exposto
Início da atividade	Botão em pré-antese (24 horas antes da abertura total da flor)	Flores semi-abertas (3 a 4 horas antes da abertura total da flor)
Término da atividade	Abertura floral	Manhã seguinte à abertura floral
Quantidade de néctar secretado	Pouca	Muita
Apresentação do néctar	Gota	Acumulado em câmara nectarífera
Utilização	Formiga e Vespa	Esfingídeos, mariposas, abelhas, borboletas e beija-flores

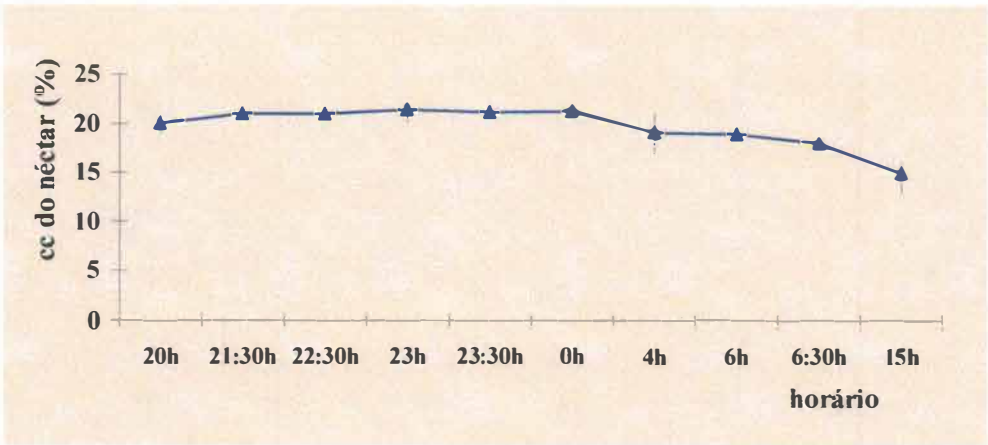


Fig. 16: Medidas de concentração do néctar de *Capparis lineata*, entre 20h e 15h (N=18).

O androceu está inserido em dois verticilos sobrepostos, localizados sobre um androginóforo que tem 0,933mm de altura ( $N=10$ ; desvio=0,427) e está situado no centro do receptáculo floral (Fig. 17). O verticilo inferior é formado por 16 estames e o superior por 8 estames. Os estames apresentam filetes cilíndricos, de coloração creme, que se afinam gradualmente da base para o ápice; medem 3,38cm de comprimento (filetes do verticilo superior;  $N=61$ ; desvio=0,371) e 3,23cm de comprimento (filetes do verticilo inferior;  $N=65$ ; desvio=0,287). Estes últimos dispõem-se em volta do androginóforo e suas bases alargadas e relativamente achatadas são adnatas. Apresentam curvatura para baixo na sua porção proximal, porém são ascendentes na porção distal. A curvatura assinalada, assim como a proximidade entre as bases dos filetes formam uma espécie de “teto”, sobre o receptáculo floral, delimitando a câmara nectarífera (Figs. 17 e 18). Assim, a referida câmara apresenta base arredondada, com cerca de 7,5mm de diâmetro (distância entre a extremidade de dois nectários opostos entre si) e 0,94mm de altura (no centro da mesma), medida equivalente à altura do androginóforo. A câmara nectarífera proporciona a proteção e o local para acúmulo do néctar secretado.

As anteras são ditecas, basifixas, versáteis, amarelas, medem 2,17mm de comprimento ( $N=121$ ) e possuem deiscência rimosa, do tipo introrsa. A deiscência das anteras é o principal indicativo do início da atividade floral e caracteriza-se pela total exposição dos grãos de pólen. As anteras distribuem-se em torno do eixo floral, de modo que a área de apresentação do pólen exibe uma forma anelar, em torno do ginóforo e distante dele cerca de 1,5cm a 3,0cm, dependendo do tamanho da flor. Além de lateralmente afastada, a superfície estigmática também está localizada acima da área de apresentação de pólen cerca de 4mm, caracterizando hercogamia para as flores (Fig. 12 ).

Algumas flores apresentam ginóforo atrofiado, com estigmas ocupando posição bem abaixo das anteras. Estas flores não redundam em fruto, mesmo quando polinizadas manualmente.

Os grãos de pólen são tri-aperturados, amarelos e medem  $32,3\mu\text{m}$  de comprimento ( $28,6\mu\text{m}$  -  $35,2\mu\text{m}$ ) e  $15,0\mu\text{m}$  de largura ( $11,0\mu\text{m}$  -  $26,4\mu\text{m}$ ), em vista equatorial ( $N=30$ ). Apresentam exina pouco esculpura, revestida por substâncias lipídicas. Sintetizam amido durante a fase de botão floral, embora este seja hidrolisado antes da abertura. Os grãos de pólen são 98% viáveis ( $N=200$ )



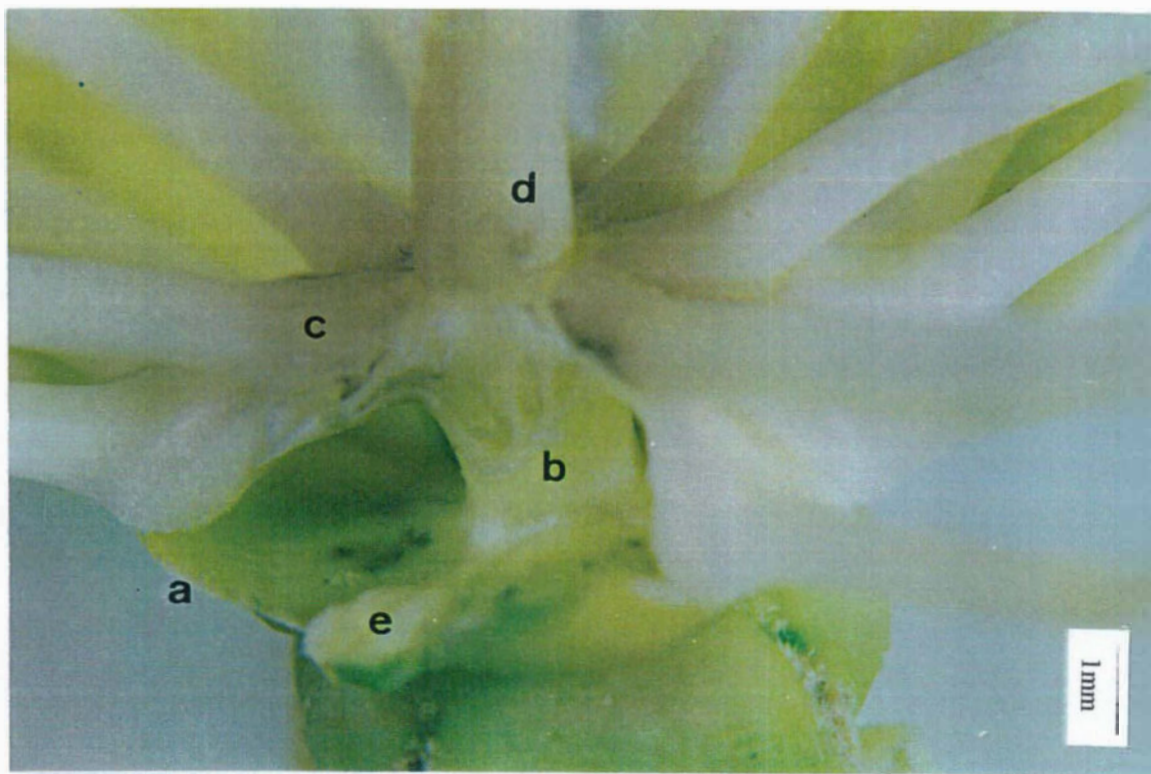


Fig. 17: Vista lateral da câmara nectarífera das flores de *Capparis lineata*. a- nectários; b- androginóforo; c- base dos estames; d- base do ginóforo; e- inserção da pétala que foi removida.

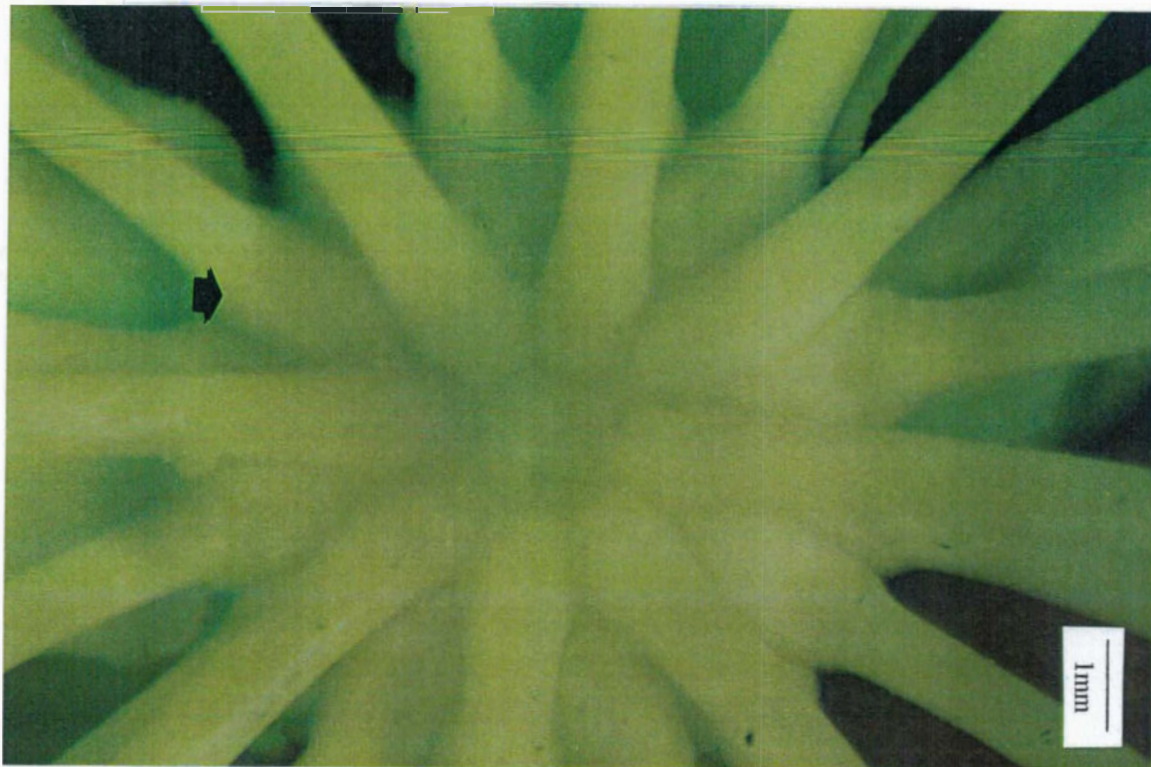


Fig. 18: Vista superior das flores de *Capparis lineata*, mostrando a disposição dos estames de modo a formar um “teto” sobre a câmara nectarífera. Notar a base alargada dos estames do verticilo inferior e a dificuldade de acesso ao néctar. (Ginóforo foi removido)

O gineceu está localizado sobre um ginóforo cilíndrico (Figs. 12, 13 e 19), com 2,22cm de comprimento (N=21; desvio=0,197). O ovário mede 3,88mm de comprimento (N=22; desvio=0,460), também é cilíndrico, totalmente revestido por pêlos ramificados, os quais, nas flores em pós-antese, tornam-se progressivamente vermelhos (Figs. 19 e 20). O ovário é bicarpelar, unilocular, com média de 112,13 óvulos (N=8; desvio=8,11). O estigma é subsséssil, discóide, tem coloração branco-esverdeada e superfície receptiva papilosa e seca. As papilas estigmáticas são curtas, muito densas, unicelulares e apresentam paredes engrossadas. No centro da área receptiva, evidencia-se uma fenda. Cortes transversais, abaixo do estigma, revelam que a fenda central é preenchida por um tecido frouxo, com células alongadas e com paredes delgadas- o tecido de transmissão. Cortes longitudinais tomados na área central do estigma mostram que o tecido de transmissão ocupa toda a área imediatamente inferior ao estigma e apresenta forma afunilada.

A receptividade do estigma é concomitante com a liberação do pólen. A superfície estigmática quando receptiva apresenta-se intumescida, com brilho intenso e com a fenda central menos perceptível do que nas flores em pós-antese, onde é bem acentuada (Fig. 19).

As flores de *C. lineata* permanecem presas aos ramos por pelo menos 3 dias, em pós-antese. A atividade floral prolonga-se apenas pela primeira noite e manhã seguinte. Flores com até 16 horas de vida (final da manhã) permanecem vistosas, odoríferas e com área estigmática receptiva. Após este período, as anteras apresentam-se retorcidas e com pouco pólen e as flores contêm pouco néctar, em decorrência da atividade pilhadora, principalmente das abelhas, durante a manhã. Cerca de 24 horas após a abertura da flor (final da tarde), os estames curvam-se progressivamente para o centro da flor, as anteras passam de amarelas a cinzentas, o estigma murcha e perde o brilho (Fig.13). Flores com 36 horas de vida já apresentam os nectários danificados pela ação de predadores ou oxidados.



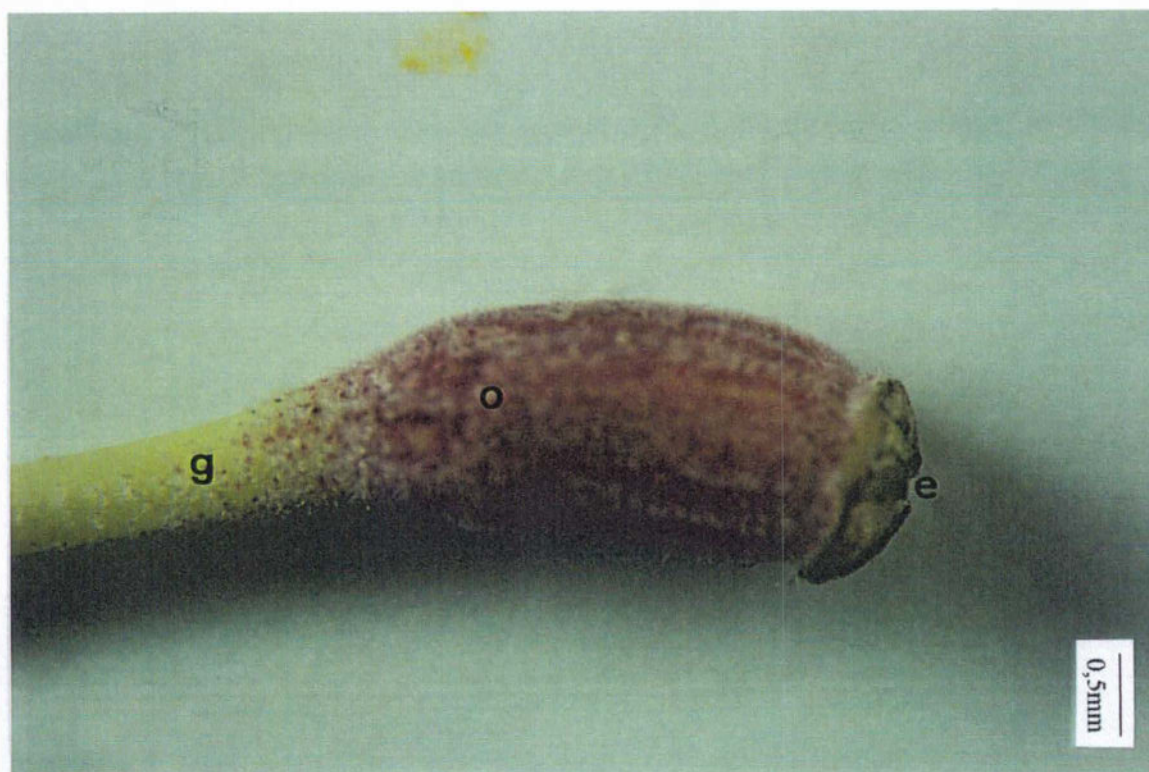


Fig. 19: Detalhe do gineceu de *Capparis lineata* em flores em pós-antese (g- ápice do ginóforo; o- ovário; e- estigma).



Fig. 20: Detalhe do ovário das flores de *Capparis lineata*, mostrando pêlos ramificados.



## 2. Sistema de reprodução de *Capparis lineata*

*Capparis lineata* apresenta baixa proporção de frutos que atinge a maturidade, a despeito da relativa alta produção de flores. Entre as diversas plantas acompanhadas, aquelas mais ramificadas, de maior porte e que crescem sobre outras plantas vizinhas são mais produtivas do que aquelas menores, pouco ramificadas e cujos ramos são próximos do solo, por falta de suporte. No ano de 1998, foi feita uma contagem do número de frutos produzidos por 20 plantas, sendo 10 representantes para cada uma das 2 situações. No primeiro caso, registrou-se uma média de 9,9 frutos por planta, com variação de 3 a 29, ao passo que, no segundo, a média de frutos por planta foi de 1,4, com variação de 0 a 4. Cabe assinalar que, nas plantas que não produzem frutos, as flores não apresentam qualquer problema capaz de justificar a baixa fertilidade, já que, em três plantas pouco ramificadas e com ramos próximos do solo foram realizadas polinizações manuais, cruzadas, entre plantas diferentes, tendo-se obtido frutos (N=3, N=1, N=1, respectivamente), ainda que fossem os únicos frutos sustentados por essas plantas.

A fim de esclarecer o sistema de reprodução de *C. lineata* e de verificar se a ineficiência da polinização era um dos fatores responsáveis pela baixa produção de frutos, foram aplicados diversos testes de polinização, cujos resultados estão resumidos na Tab. I. Os resultados confirmam a baixa produção de frutos em condições naturais, já que apenas 6,9% das flores marcadas como controle originam frutos, caracterizando um valor para a razão Fr/FI de 0,069. *Capparis lineata* não produz frutos por apomixia, por autopolinização espontânea e nem autopolinização induzida sendo, portanto, auto-incompatível e dependente de polinizações cruzadas entre flores de plantas diferentes para produzir frutos e sementes.

Das 55 flores submetidas à autopolinização induzida, 20 foram acompanhadas quanto ao momento da queda do ovário e ao seu tamanho no momento da queda. Os resultados mostram a queda de todos os ovários entre o 7º e o 21º dias após a polinização, com pico de queda (76,9%) no 7º dia, quando tinham em média 4,8mm de comprimento, ou seja, 1mm a mais do que a média do comprimento do ovário das flores (Fig.21). Um frutículo permaneceu na planta por 20 dias e chegou a alcançar 1,2 cm, mas ressecou e morreu.

Tab. I: Testes de polinização aplicados para esclarecer o sistema de reprodução de *Capparis lineata*.

Tipo de experimento	número de flores	número de frutos	% sucesso
Apomixia	10	0	-
Autogamia espontânea	07	0	-
Autogamia induzida	55	00	-
Xenogamia – (polinização com alta carga de pólen)	32	12	37,50
Xenogamia – (polinização com baixa carga de pólen)	13	03	23,08
Controle (flores)	116	08	6,90

A Tab. I mostra, ainda, que o sucesso na produção de frutos aumenta muito quando as polinizações cruzadas são feitas manualmente, em especial ao utilizar-se uma grande carga de pólen quando, então, o sucesso cresce de 6,9% para 37,5%. Mesmo nas polinizações manuais utilizando-se uma baixa carga de pólen, o sucesso é maior do que no grupo controle, atingindo 23,08%.

As 32 flores submetidas ao experimento com alta carga de pólen foram acompanhadas quanto ao desenvolvimento dos frutos até a maturação dos mesmos. Os resultados mostram que a partir do 14º dia após a polinização, os frutos passam a abortar gradativamente, em diversas etapas do desenvolvimento dos mesmos, inclusive próximas à maturidade, conforme ilustrado na Fig. 22.

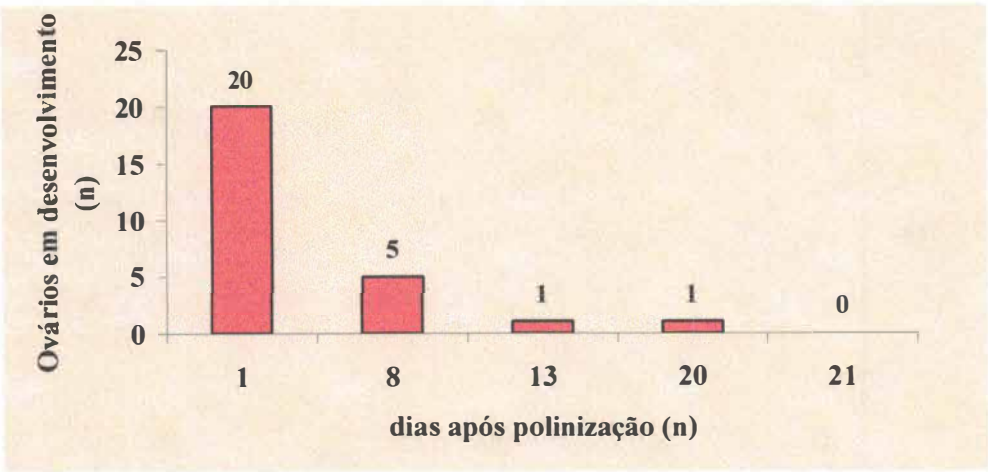


Fig. 21: Distribuição do número de ovários de *Capparis lineata* em desenvolvimento, a partir de flores submetidas a testes de autopolinização induzida (autocompatibilidade) (N=20).

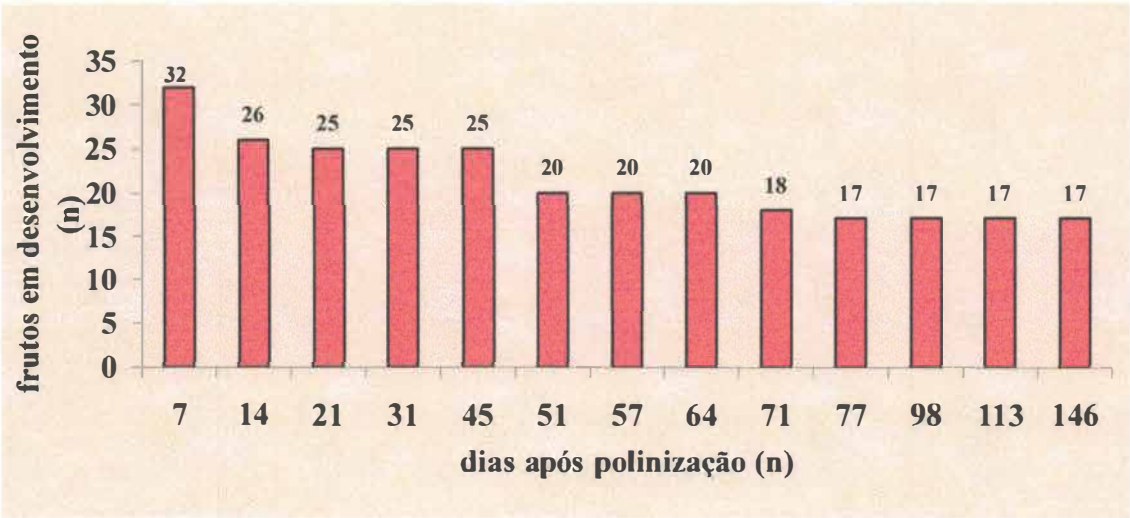


Fig. 22: Distribuição do número de frutos de *Capparis lineata* em desenvolvimento, a partir de flores submetidas a teste de xenogamia com alta carga de pólen (N=32).



Os primeiros frutos a caírem, entre o 14<sup>o</sup> e o 21<sup>o</sup> dias após a polinização, tinham 0,63cm de comprimento (N=7; 0,5cm-0,8cm), ao passo que os demais tinham 0,93cm de comprimento médio. Entre o 45<sup>o</sup> e o 51<sup>o</sup> dias, os frutos caíram com 2,12cm de comprimento (N=5; 1,3-2,9cm), enquanto os outros já tinham 5,2cm de comprimento médio. Entre o 64<sup>o</sup> e o 77<sup>o</sup>, os frutos caíram com 4,73cm de comprimento (N=3; 3,0cm-7,0cm), quando os demais já apresentavam 7,8cm de comprimento médio. Como pode-se verificar, os frutos abortados começam a apresentar um retardo no seu crescimento e passam a não progredir mais como os demais e acabam por murchar, ressecar e cair (Figs. 23 e 24). A partir do 77<sup>o</sup> dia, não houve mais queda de frutos.

Passados 146 dias após a polinização, os frutos diminuíram o ritmo de crescimento e foram coletados a fim de terem suas sementes avaliadas. Dois casos foram, então, observados. No primeiro, os frutos continham média de 51,5 sementes viáveis (N=12; 21-80 sementes) e 24,8 sementes abortadas de diversos tamanhos (N=12; 0-56 sementes) e mediam 9,8cm de comprimento (N=12; 6,8-12,5cm). No segundo caso, os frutos não diferiam com relação ao crescimento, continham em média 34,5 sementes desenvolvidas, mas todas abortadas (N=5; 21-60 sementes), sem nenhum sinal de predação. O aborto dessas sementes fica evidenciado quando elas são comprimidas entre os dedos e quebram-se facilmente, mostrando embriões murchos, com grande parte da semente oca, ou embriões transformados em uma massa gelatinosa (Fig. 25).

A Fig. 26 compara as curvas de crescimento médio dos frutos normais, que atingiram a maturidade e continham sementes viáveis, e dos frutos desenvolvidos cujas sementes estavam todas abortadas. Observa-se que apenas a partir do 98<sup>o</sup> dia após a polinização estes últimos mostraram algum prejuízo no seu crescimento.

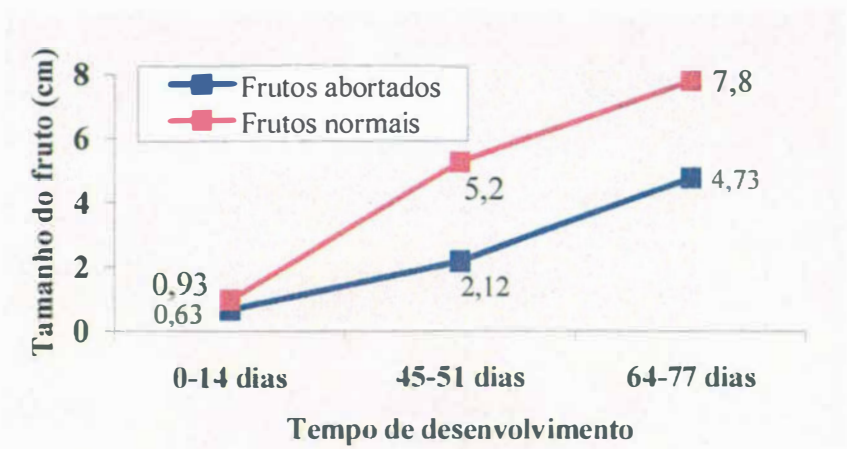


Fig. 23: Comparação entre as curvas de crescimento dos frutos abortados e normais de *Capparis lineata*.



Fig. 24: Frutos abortados de *Capparis lineata*, em diferentes estádios de desenvolvimento.



Fig. 25: Sementes e embriões de *Capparis lineata*: a- Semente com embrião normal; b- Semente desenvolvida, com embrião abortado.

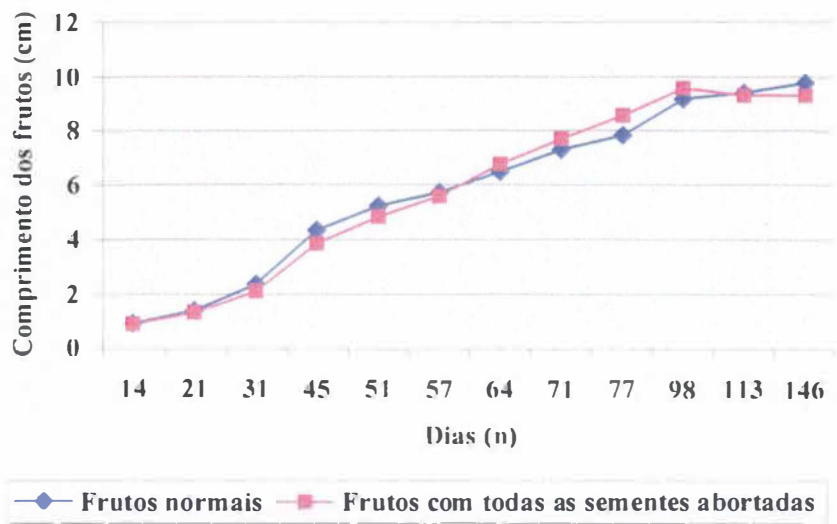


Fig.26: Comparação entre as curvas de crescimento dos frutos desenvolvidos e coletados 146 dias após a polinização cruzada entre plantas diferentes (com alta carga de pólen).



Os experimentos que envolveram a marcação e o acompanhamento de frutículos iniciados a partir de polinizações naturais em plantas produtivas tiveram os seguintes resultados: 1- estes frutículos também abortaram ao longo de seu desenvolvimento, conforme ilustrado na Fig. 27. De um total de 25 frutículos marcados ao acaso, 20% atingiram a maturidade; 2- de um total de 16 frutículos marcados no início da estação de floração, sendo, portanto, os primeiros produzidos pelas plantas, 56,25% atingiram a maturidade; 3- de um total de 15 frutículos marcados no final da estação de floração, em ramos que já sustentavam outro fruto em estágio mais adiantado de desenvolvimento, nenhum alcançou a maturidade. Durante as observações de campo registrou-se que os ramos floríferos sustentam poucos frutos, na grande maioria das vezes, apenas um.

A Fig. 28 compara o número de sementes viáveis contidas nos frutos de *C. lineata* nos diversos experimentos realizados. Frutos maduros resultantes de polinização cruzada experimental com alta carga de pólen apresentam em média 51,5 sementes viáveis, ao passo que aqueles resultantes de polinização natural (controle) contêm em média 27,6 sementes viáveis. Considerando-se que os ovários contêm 112,13 óvulos em média, observa-se que, em condições naturais, a razão S/O para *C. lineata* é de 0,25 e que, mesmo havendo suplementação de pólen no estigma, apenas cerca de 50% dos óvulos redundam em sementes férteis. Os experimentos de xenogamia nos quais utilizou-se, relativamente, uma baixa carga de pólen sobre os estigmas, resultaram numa menor produção de frutos, mas num número muito próximo de sementes viáveis por fruto, quando comparados com as polinizações com alta carga de pólen. Procedeu-se também à contagem do número de sementes contidas nos frutos abortados, coletados no chão, com tamanho médio de 2,9cm de comprimento e 1,2cm de largura, a fim de verificar se frutos com menor número de sementes viáveis eram preferencialmente descartados pelas plantas. Não foi possível, para estes frutos, distinguir sementes abortadas e sementes viáveis, em função do tamanho e do ressecamento dos mesmos. Obteve-se uma média de 36,5 sementes por fruto (N=8; 16-63 sementes), entre as quais muitas poderiam estar abortadas.

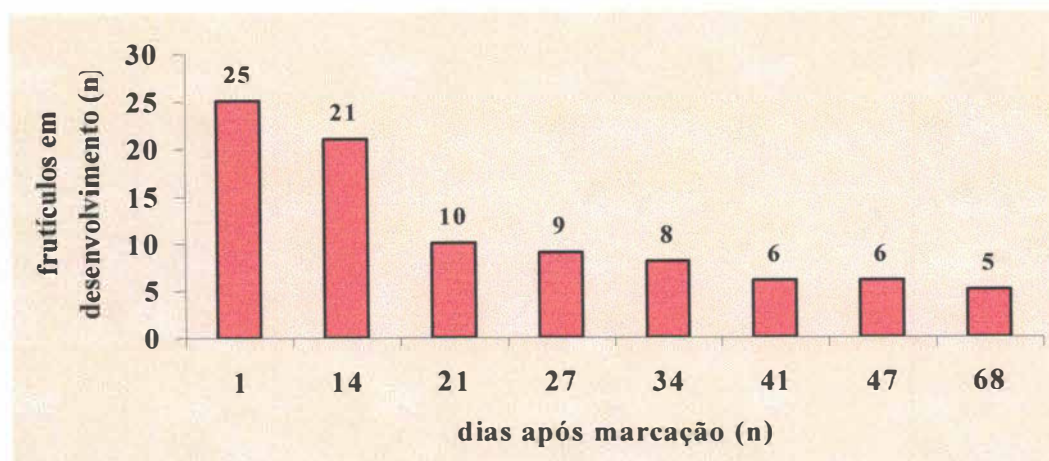


Fig. 27: Aborto dos frutos de *Capparis lineata* polinizados naturalmente e que tiveram seu desenvolvimento iniciado (N=25).

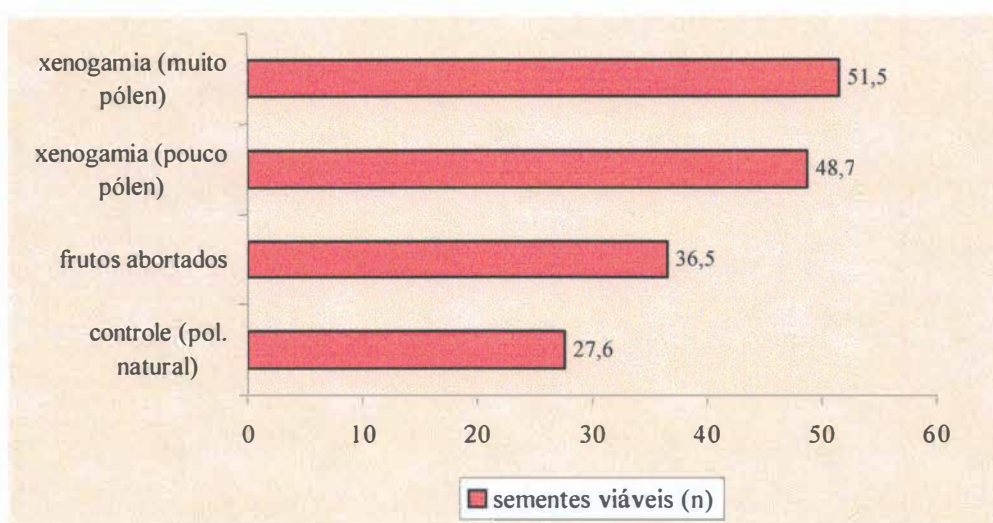


Fig. 28: Número médio de sementes viáveis contidas nos frutos de *Capparis lineata*, nos experimentos realizados e em condições naturais. Nos frutos abortados, o número de sementes refere-se ao total de sementes que iniciaram desenvolvimento.

## 2.1- Frutos e sementes de *Capparis lineata*

O fruto de *C. lineata* é uma baga globosa, estipitada, com epicarpo verde, coriáceo e densamente revestido por indumento estrelado, ferrugíneo, que lhe confere aspecto pulverulento e cor castanho-esverdeada. Atinge a maturidade cerca de 150 dias após a polinização (Fig. 29).

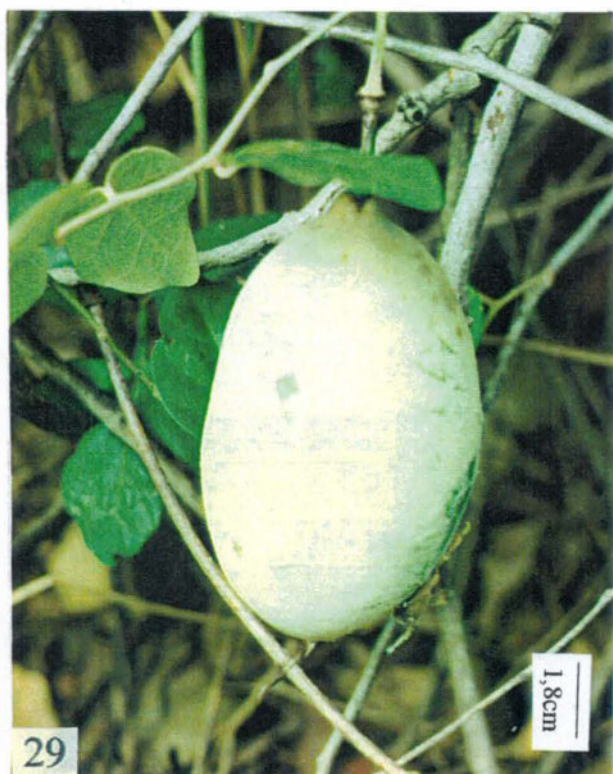
O fruto maduro apresenta de 5,5 a 12,5cm de comprimento, 4,0 a 6,5cm de largura e peso médio de 101,76g (N=17; 58,5g-220,5g). Em se tratando de um fruto grande e pesado, que se desenvolve nas extremidades dos ramos longos, herbáceos e, portanto, frágeis, o peso dos frutos imprime um movimento descendente aos ramos nos quais eles estão se desenvolvendo. Assim, os frutos estão ocultos e mais facilmente localizados por baixo das moitas (Fig. 30). Já nas plantas de porte mais baixo, os frutos chegam a encostar no chão (Fig. 31).

A porção interna do fruto é praticamente toda ocupada por cerca de 27 sementes (09-49sementes), irregularmente dispostas, cada uma envolta por um arilo branco, carnososo e oleaginoso. No fruto incipiente, os arilos estão firmemente aderidos entre si e às sementes, chegando a apresentar bordos facetados, em função desta justaposição entre eles. Quando o fruto amadurece, o epicarpo torna-se menos rígido, os arilos amolecem e se individualizam mais facilmente.

A semente é reniforme, de cor castanho-escura quando madura, apresenta testa muito resistente e revestida externamente por uma camada pilosa. Nos frutos incipientes, ao se separar a semente do arilo, a camada pilosa não fica aderida à semente. Apenas nos frutos maduros, cujos arilos estão amolecidos, as sementes permanecem com o indumento piloso, ao serem separadas dos arilos. As sementes medem em média 13,2mm de comprimento por 9,35mm de largura (N=26). O embrião ocupa todo o espaço da semente e é branco com cotilédones conduplicados (Fig. 25 a).

Os frutos de *C. lineata* são indeiscentes e caem sob a copa formada pelas plantas suporte e pelos próprios ramos da espécie. No chão, eles murcham e apodrecem (Fig. 32). Foram registrados frutos e sementes predados no solo (Fig. 33).





Figs. 29-32: Frutos de *Capparis lineata*. 29- Detalhe do fruto. 30- Frutos pendentes e por baixo das moitas. 31- Frutos se desenvolvendo no nível do solo. 32- Frutos murchos no solo.



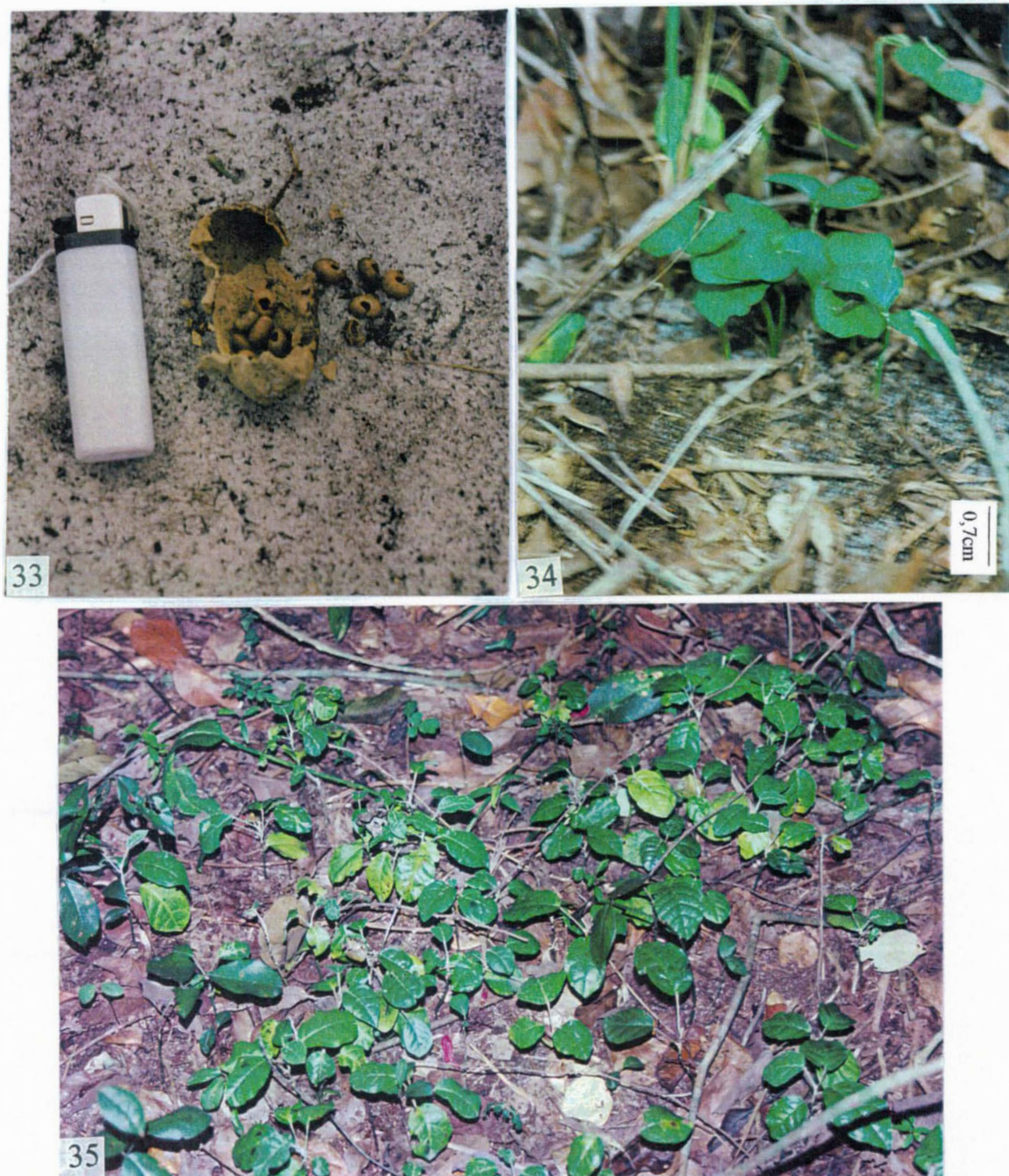
Numerosas plântulas ocorrem, sempre sob os indivíduos adultos. As plântulas dispõem-se muito próximas entre si, formando “patches” e, muitas vezes, encontram-se sobre os restos do fruto que as continha, sugerindo uma dispersão autocórica, pelo menos em parte (Fig. 34). Plântulas em diversos estádios de crescimento podem ser observadas sob a planta mãe (Fig. 35). Os estádios iniciais - desde a emissão da radícula até a expansão dos cotilédones - estão ilustrados na Fig. 36.

Uma evidência da utilização desses frutos como alimento, provavelmente por um roedor, foi registrada. Nesse caso, o epicarpo de alguns frutos foi encontrado parcialmente recortado em muitos pequenos pedaços e as sementes foram retiradas dos mesmos e tiveram seu arilo parcialmente removido (Fig. 37). Aparentemente, esse possível consumidor dos frutos de *C. lineata* não dispersa as sementes à longa distância, já que as mesmas encontravam-se espalhadas próximas aos frutos predados. Uma amostra das sementes, assim encontradas (N=6), foi coletada e submetida a ensaio de germinação, em laboratório, usando-se terra preta como substrato. A Fig. 38 ilustra os resultados obtidos. As sementes germinaram num intervalo de tempo que variou de 15 a 172 dias.

Diversos experimentos de germinação de sementes recém retiradas de frutos desenvolvidos, mas ainda sem as características descritas para frutos maduros, foram implementados e não tiveram sucesso, totalizando 50 sementes.

Sementes aparentemente viáveis, retiradas de frutos maduros, de preferência recém caídos no chão, foram submetidas a uma bateria de experimentos, utilizando-se diversos tratamentos nas sementes e substrato da própria área de estudos. Os resultados obtidos estão resumidos na Tab. II. Verifica-se que quando a testa da semente foi retirada, restando apenas os embriões, obteve-se 100% de sucesso na germinação, num prazo recorde de 1 a 3 dias, quando os cotilédones distendem-se e passam de brancos a verdes. Quando a testa das sementes foi apenas rachada, o sucesso foi semelhante ao do lote controle (41,7%), mas o tempo médio para a germinação reduziu-se bastante (de 74 dias para 23,2 dias). Tratamentos com banho de ácido sulfúrico concentrado e água fervendo prejudicaram a germinação das sementes, já que nestes experimentos, nesta ordem, apenas 8,3% e 0% das sementes germinaram. O lote controle apresentou uma variação no tempo médio de germinação das sementes muito parecida com aquela obtida para as sementes dispersas ao lado dos frutos roídos, ainda que o sucesso obtido tenha sido menor.





Figs. 33-35: *Capparis lineata*. 33- Frutos e sementes predados no solo; 34- Plântulas jovens crescendo juntas; 35- Plântulas em diversos estádios de crescimento, sob a planta mãe.





Fig. 36: Etapas da germinação das sementes de *Capparis lineata*.

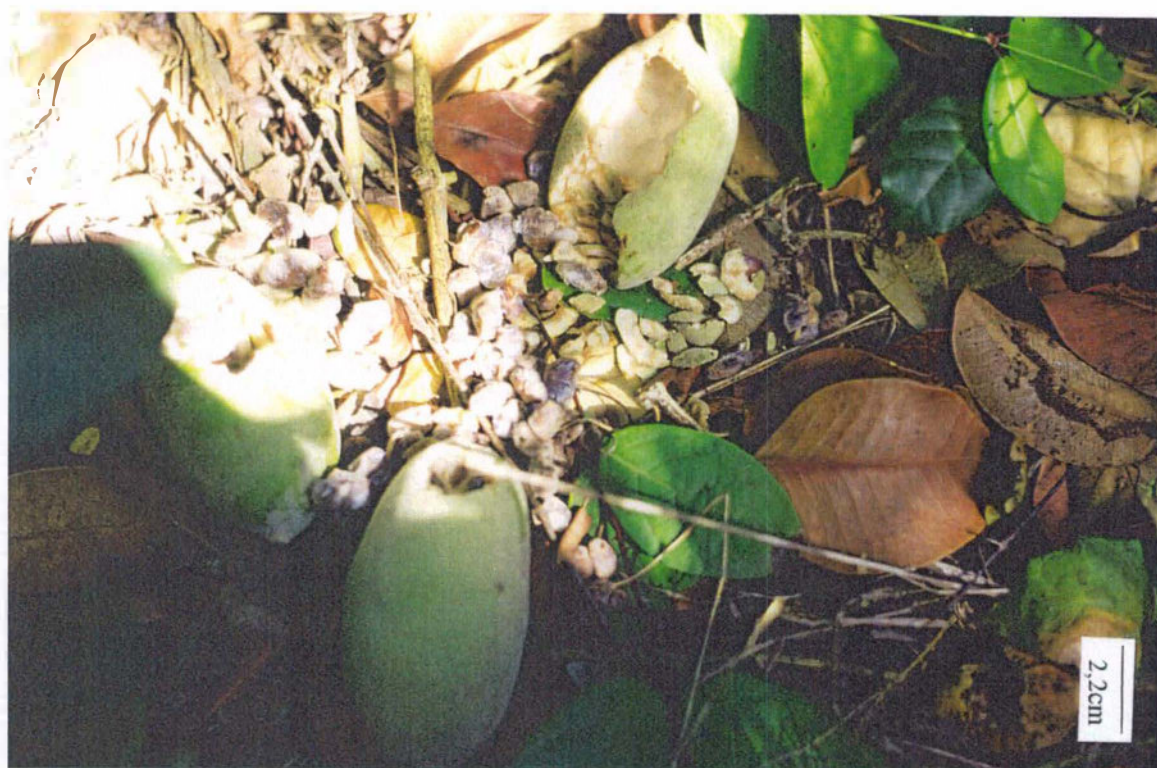


Fig. 37: Evidência da utilização dos frutos de *Capparis lineata* como alimento. Notar sementes espalhadas com arilo parcialmente comido.

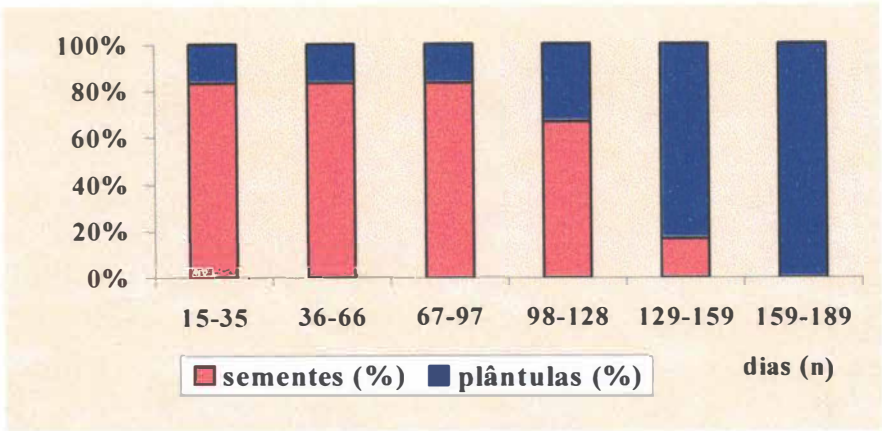


Fig. 38: Percentual de sementes e plântulas, ao longo do tempo, em ensaio de germinação utilizando-se sementes retiradas de frutos com sinais de terem sido consumidos, possivelmente, por roedor.

Tab. II: Experimentos de germinação realizados com sementes\* de *C. lineata*, coletadas a partir de frutos maduros de plantas da restinga.

Tipo de tratamento	Sementes utilizadas (n)	Sucesso na germinação (n)	Sucesso na germinação (%)	Tempo médio p/ germinar (dias)
Testa retirada	12	12	100	1,2 (1-3)
Testa rachada	12	05	41,7	23,2 (11-34)
Banho de H2SO4 cc	12	01	8,3	25
Banho em água fervendo	12	00	-	-
Controle	12	05	41,7	74 (25-129)

\*Um lote de 12 sementes foi submetido a teste de viabilidade com sal de tetrazólio, tendo-se obtido 100% das sementes coradas intensamente de vermelho



### 3. Biologia floral de *Capparis flexuosa*

Em *C. flexuosa*, as inflorescências são racemosas, axilares e/ou terminais, apresentando grande variação no número de inflorescências por ramo e no número de flores por inflorescência (Fig. 39). O número médio de flores por inflorescência é de 6,96 (N=84).

As flores de *C. flexuosa* são actinomorfas, hermafroditas, tetrâmeras, nectaríferas, odoríferas e apresentam antese noturna. Assemelham-se ao tipo floral “brush”, em função da presença de androceu com numerosos estames, que conferem à flor um forte elemento visual atrativo. O diâmetro da flor na altura das anteras atinge cerca de 9,12cm (N=14). A corola é dialipétala, plana, do tipo cruciforme, com coloração creme-esverdeada e cerca de 3cm de diâmetro (Fig. 40).

Os botões florais são globosos e glabros. A pré-antese caracteriza-se pelo afrouxamento das pétalas. Os botões iniciam o processo de abertura entre 16h e 16h30min. Como em *C. lineata*, o afrouxamento inicial das pétalas condiciona o aparecimento de uma abertura na porção superior do botão, permitindo a visualização do estigma. Nesse estágio, inicia-se a secreção de néctar e de odor, ainda muito suave. Entre 16h30min e 18h, as flores encontram-se semi-abertas e, progressivamente, o ginóforo e os estames vão se distendendo. Entre 17h45min e 19h30min, a maioria das flores completa o processo de abertura e apresenta estames e ginóforo totalmente distendidos. A liberação dos grãos de pólen é sempre posterior à abertura da flor e ocorre entre 19h30min e 20h15min. Nesse momento, o odor exalado pelas flores, principalmente pelos estames, é muito intenso, há néctar em quantidade e o estigma encontra-se receptivo, caracterizando o início do período de atividade floral. Não há osmóforos nas flores.

Em *C. flexuosa*, o ritmo de abertura floral é sincrônico dentro de uma planta. Comparando-se plantas diferentes, localizadas a poucos metros de distância uma da outra e, portanto, sujeitas às mesmas condições mesológicas, pode-se observar flores em estádios diferentes do processo de abertura. Também são observadas variações no ritmo de abertura floral, relacionadas com a época do ano. Em pleno verão, as flores tendem a acelerar o processo de abertura e as anteras liberam pólen por volta das 19h30min. Nos meses de abril e maio, quando as temperaturas são mais amenas, a liberação de pólen chega a ocorrer por volta das 20h15min. Todas as fases da atividade floral de *C. flexuosa* estão esquematizadas na Fig. 41.



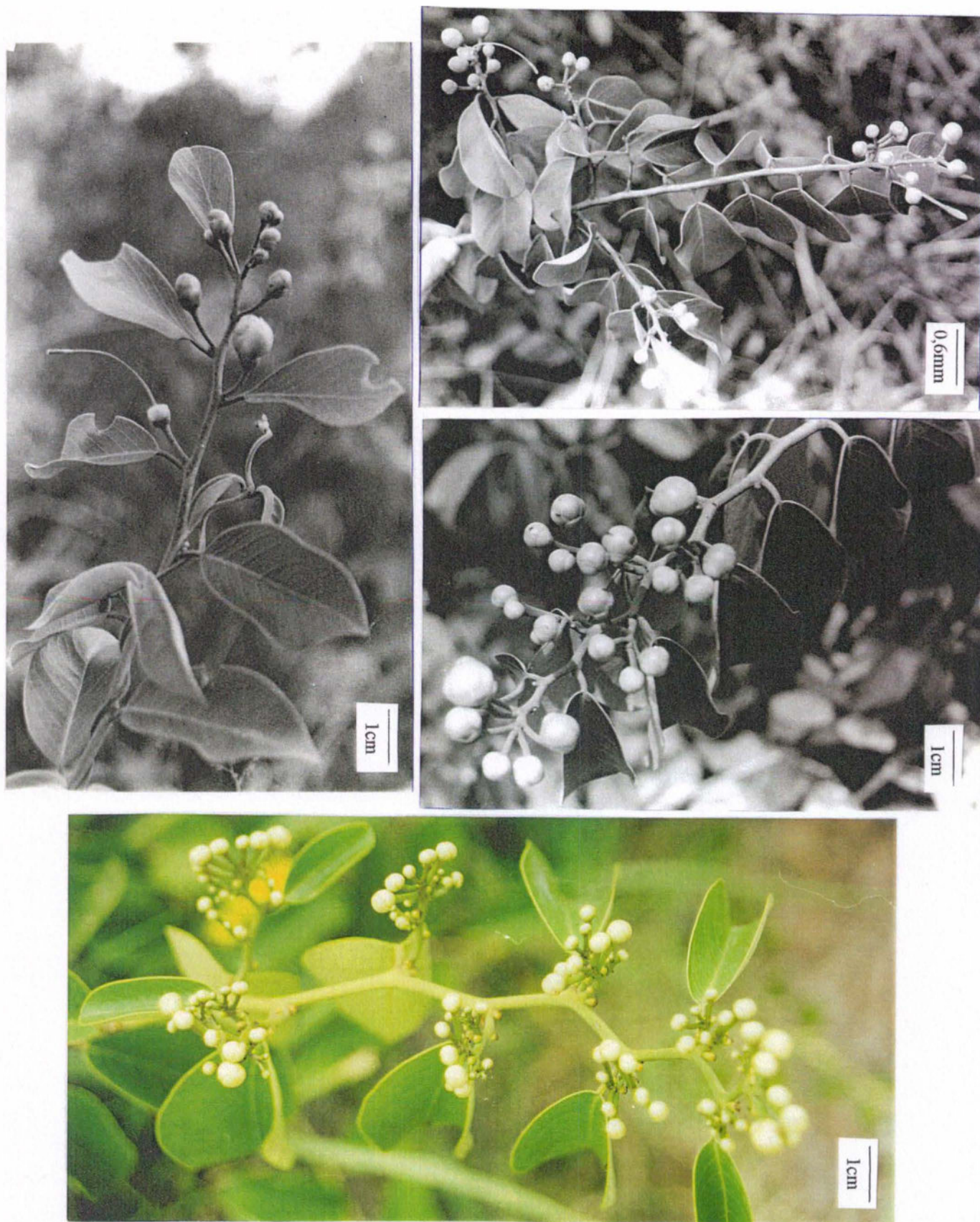


Fig. 39: Inflorescências de *Capparis flexuosa*, mostrando variações na localização, no número de inflorescências por ramo e no número de flores por inflorescência)





Fig. 40: Flores de *Capparis flexuosa*.

*Capparis flexuosa* apresenta cálice com 4 sépalas oboval-arredondadas, subcoriáceas com bordos membranáceos, verdes, glabras, côncavas e iguais duas a duas. As maiores são ligeiramente mais claras e superpostas pelas menores. As sépalas não se tornam deflexas, durante o desenvolvimento do botão floral, como foi observado em *C. lineata*.

As pétalas são obovais, côncavas, glabras e medem, em média, 1,72cm de comprimento (N=41; desvio= 0,24) e 1,11cm de largura (N=41; desvio=0,10).

Os nectários florais são em número de quatro, apresentam coloração esverdeada e forma arredondado-elíptica, com suave depressão central; ficam imersos no receptáculo, na base da porção central das sépalas, de modo que a inserção de cada pétala fica exatamente entre dois nectários vizinhos (Fig. 42). Cada nectário tem, em média, 3,1mm de comprimento (N=16; desvio=0,49) por 1,52mm de largura (N=16; desvio=0,26). O néctar é produzido em grande quantidade e acumula-se sobre todo o receptáculo floral, alcançando as áreas extra-corolínicas, limitadas pelas sépalas. Nas flores mantidas protegidas de visitantes, pode-se coletar um pouco mais de 50µl de néctar.

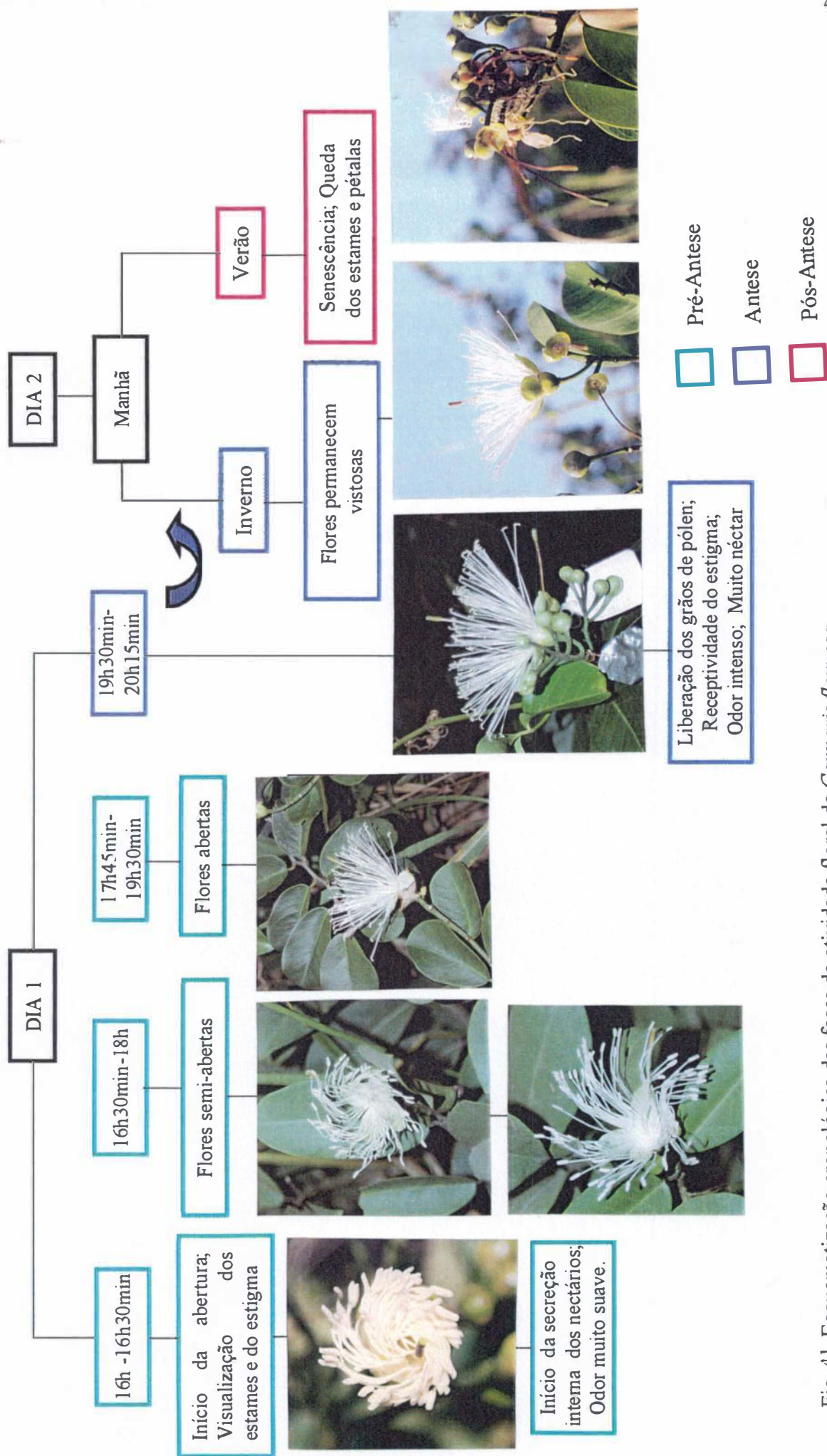


Fig. 41 Esquematização cronológica das fases de atividade floral de *Capparis flexuosa*.



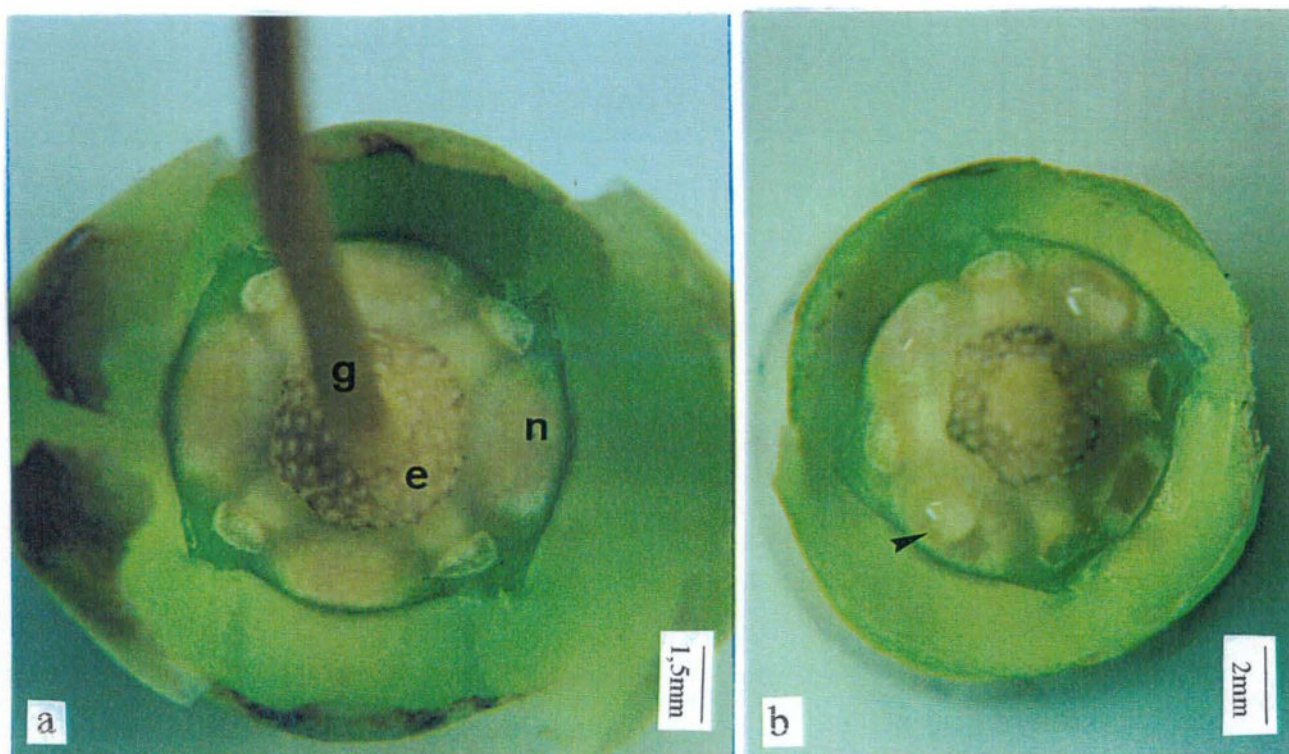


Fig. 42: Receptáculo floral de *Capparis flexuosa*: a- mostrando nectários (n), a estrutura onde estão inseridos os estames (e) e o ginóforo central (g). As pétalas foram retiradas; b- detalhe dos nectários secretando néctar (seta).

A secreção de néctar inicia-se no botão em pré-antese. Botões que apresentam pétalas frouxas, com estigma visível através da pequena abertura distal, já apresentam néctar, ainda que em pequena quantidade. Todo o néctar produzido pelos nectários é bem oculto e de difícil acesso apesar das flores serem dialipétalas e planas. O receptáculo floral fica totalmente recoberto pelos filetes e perifericamente limitado, parcialmente pelas pétalas e totalmente pelas sépalas, cujos bordos se superpõem. Há, portanto, a formação de uma câmara nectarífera.

As medidas de concentração do néctar, ao longo do período de antese, estão resumidas na Fig. 43. As aferições de concentração do néctar variaram entre 19% (um registro tomado às 7h30min-manhã seguinte à abertura floral) e 28,8% (um registro tomado às 21h30min). Três suaves picos de concentração foram observados: às 21h30min, 00h30min e 4h, pelo menos nos meses de dezembro a março, período em que as flores foram avaliadas quanto à concentração do néctar produzido.

A secreção do néctar aparentemente é contínua, uma vez que flores, experimentalmente submetidas à retirada total do néctar, após cerca de 45 minutos já apresentavam as primeiras gotas sobre os nectários.

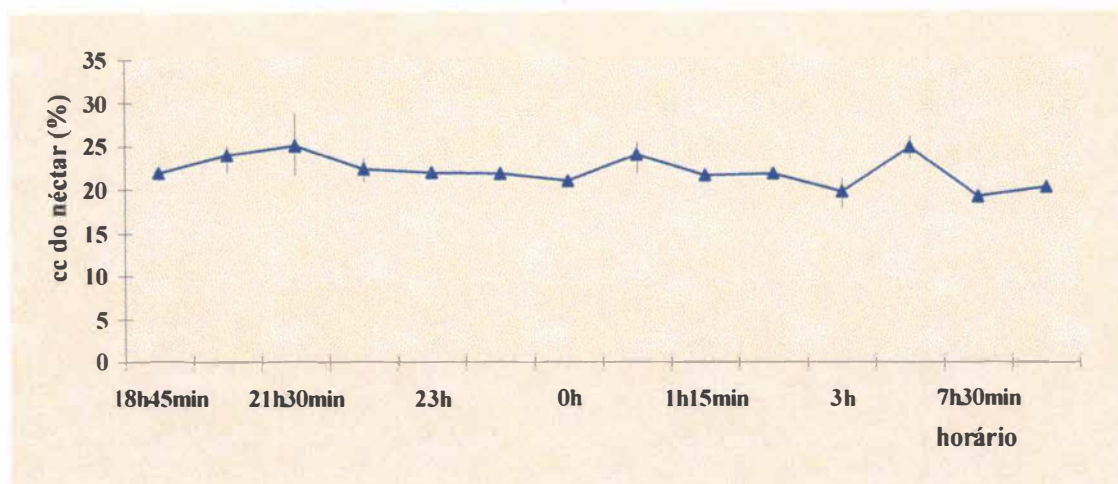


Fig. 43: Concentração do néctar das flores de *Capparis flexuosa* ao longo do período de antese (N=35).

O androceu das flores de *C. flexuosa* é constituído por numerosos verticilos estaminais e por um número variável de estames (média= 83,84; N=10 flores; 65 a 120), todos inseridos sobre uma estrutura com forma hemisférica, com diâmetro médio de 3,42mm (N=10; desvio=0,52), localizado na base do ginóforo, sobre o centro do receptáculo floral (Fig. 42). Os filetes são variáveis em comprimento (média=3,8cm; N=96; desvio=0,8) mas sempre ultrapassam o tamanho da corola; são cilíndricos, filiformes, eretos, flexíveis, radiados, de cor creme e obstruem totalmente a estrutura onde estão inseridos, o receptáculo floral, os nectários e o néctar secretado. As anteras são basifixas, ditecas, rimosas, de cor creme, versáteis e medem 3,0mm de comprimento (N=89; desvio=0,4). Numa flor, as anteras entram em processo de deiscência de forma sincrônica, embora, principalmente em dias úmidos e/ou chuvosos, algumas possam não liberar o pólen. A exposição do pólen é total. A área de apresentação do pólen é ampla, praticamente hemisférica (diâmetro aproximado de 9,5cm), extremamente difusa e localiza-se abaixo do estigma cerca de 4mm, caracterizando hercogamia para as flores (Figs. 40 e 41).

O pólen é branco, triaperturado, pouco esculturado, sem secreção lipídica sobre a exina e praticamente esférico, medindo 24,2 µm de comprimento (22-26,4µm) e 24,9 µm de largura (22-26,4µm), em vista equatorial (N= 30 grãos de pólen). Na fase de botão floral, os grãos de pólen acumulam amido, embora este seja hidrolisado antes da abertura da flor. O índice de viabilidade do pólen varia de 56% a 97%, com média de 84% (N=52 amostras de 100 grãos de pólen, utilizando-se plantas em diferentes condições). Observa-se que os menores índices de viabilidade são registrados para plantas localizadas próximas da praia (Tab. III).

Tab. III: Índices de viabilidade obtidos para os grãos de pólen de *Capparis flexuosa*.

Planta	Nº de amostras	Viabilidade média	Viabilidades mínima e máxima obtidas
1*	14	82,7%	57% - 96%
2*	26	81,3%	56% - 91%
3**	10	79,8%	74% - 88%
4***	2	97%	97% - 97%

\*plantas próximas da praia

\*\*plantas do segundo cordão arenoso

\*\*\* planta em cultivo no Horto Botânico do Museu Nacional

O gineceu de *C. flexuosa* está localizado sobre um ginóforo cilíndrico e glabro, com 4,37cm de comprimento (N=18; desvio=0,57; 3,0-5,4). O ovário tem forma estreito-cilíndrica, cor branco-alaranjada e mede 0,48cm de comprimento (N=18; desvio=0,038); é bicarpelar, unilocular, com média de 88,75 óvulos (N=8). O estigma é sub-séssil, discóide, tem coloração verde e superfície papilosa e seca (Fig. 44).

A receptividade do estigma ocorre concomitantemente com a liberação do pólen. Como em *C. lineata*, o estigma não receptivo mostra evidência de uma fenda central e tem pouco brilho, contrastando com a área receptiva, na qual o brilho é intenso, as papilas estão muito intumescidas e a fenda é menos perceptível.



O período de atividade floral de *C. flexuosa* é de apenas uma noite. Na manhã seguinte, as pétalas e os estames caem. Há variação no horário de queda das partes florais de acordo com a época do ano. Nos meses de dezembro, janeiro e fevereiro a queda ocorre nos dias muito quentes, antes das 7h, enquanto que nos meses com temperaturas mais amenas pode-se observar flores completas com estames eretos, até cerca de 11h30min e flores completas com estames murchos até cerca de 14h (Fig. 41). O estigma permanece receptivo até, pelo menos, as 7h da manhã, uma vez que flores polinizadas manualmente neste horário produziram frutos.

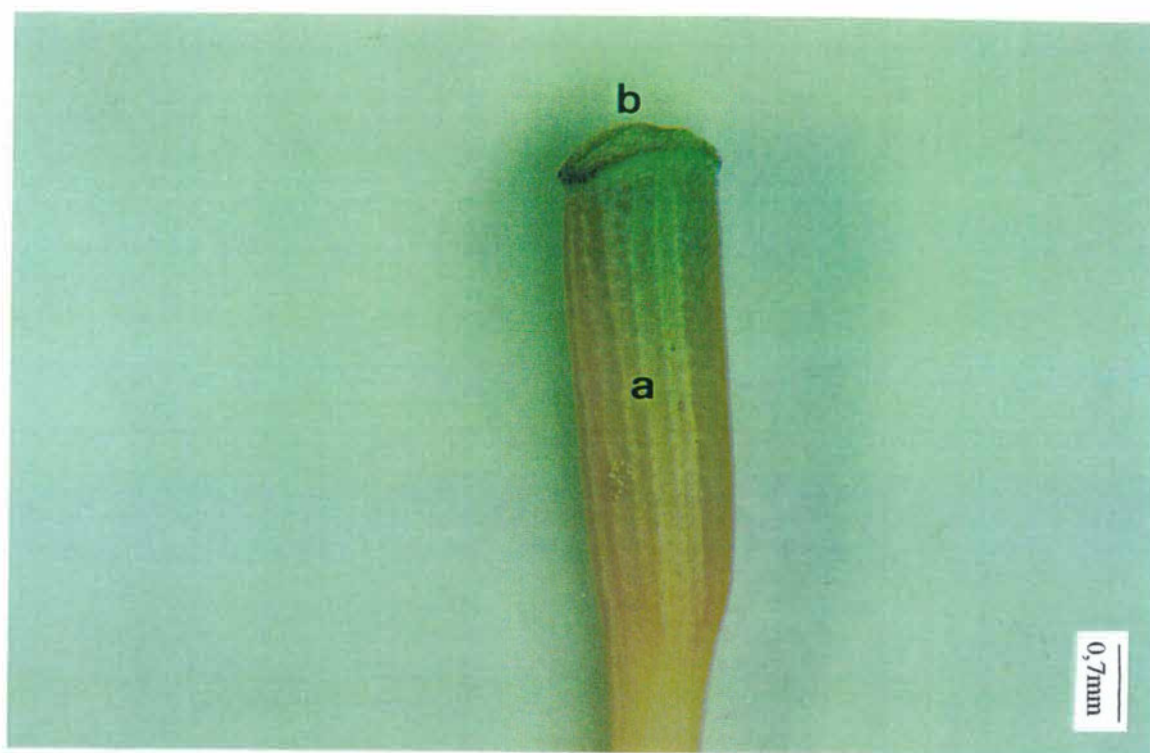


Fig. 44: Detalhes do gineceu de *C. flexuosa*. a- Ovário b- Estigma.

4. Sistema de reprodução de *Capparis flexuosa*

Os resultados dos testes aplicados para o estudo do sistema de reprodução de *C. flexuosa* estão resumidos na Tab. IV. A espécie não produz frutos por apomixia, nem por autopolinização espontânea. A obtenção de um fruto a partir de autopolinização induzida confere para a espécie um IAc de 0,031, reduzido demais para caracterizar autocompatibilidade. O percentual de sucesso obtido para os testes de polinização cruzada entre flores de plantas diferentes alcançou 74,2%, bem superior ao obtido a partir das flores marcadas como controle e acompanhadas até a maturidade dos frutos que alcançou 44,8%.

Tab. IV: Testes aplicados para conhecer o sistema de reprodução de *Capparis flexuosa*.

Tipo de experimento	Flores (n)	Frutos (n)	Sucesso (%)
Apomixia	10	0	-
Autogamia espontânea	21	0	-
Autogamia induzida	44	01	2,3
Xenogamia	31	23	74,2
Controle	87	39	44,8

O número médio de sementes por fruto originado de polinização natural é de 20,8 (N=24), tendo-se observado que os frutos podem conter de 1 a 44 sementes viáveis. O comprimento dos frutos varia de 2,2cm a 15,4cm, com média de 9,43cm (N=24), e é diretamente proporcional ao número de sementes viáveis neles contidas, conforme ilustrado na Fig. 45. Os frutos obtidos nos testes para verificar xenogamia tinham em média 13,2cm de comprimento, na fase de pré-deiscência, com uma variação de 6,5cm a 19,0cm, o que sugere, observando-se a Fig. 45, que eles apresentam, em média,



um maior número de sementes do que os frutos resultantes de polinização natural (controle).

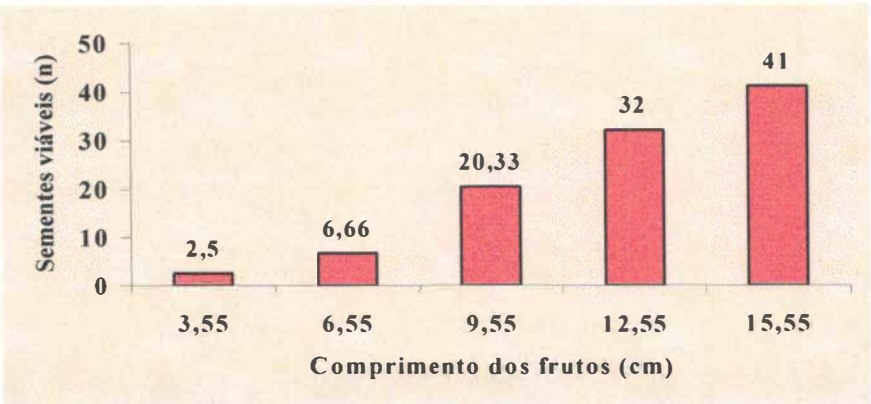


Fig. 45: Distribuição do número de sementes viáveis por fruto de *Capparis flexuosa* por classes de comprimento de frutos (N=24 frutos).

Como o período de floração de *C. flexuosa* estende-se por cerca de 10 meses, foram calculados os valores para Fr/FI e S/O em três diferentes períodos de desenvolvimento de frutos. Observa-se que a razão Fr/FI decresce ao longo da floração e que os maiores valores de Fr/FI e de S/O ocorrem no período de frutificação que sucede o pico de floração que ocorre em dezembro e janeiro (Fig. 46).

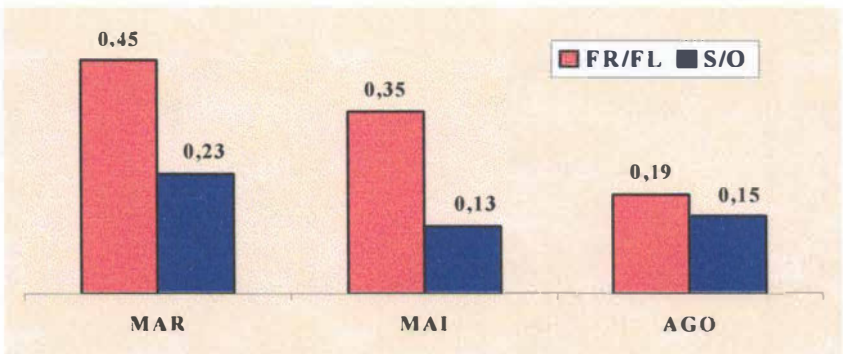


Fig. 46: Comparação entre os valores de Fr/FI e S/O obtidos para *Capparis flexuosa*, em diferentes períodos de frutificação ao longo do ano.

#### 4.1- Frutos e Sementes de *Capparis flexuosa*

O fruto de *C. flexuosa* é uma cápsula alongada, cilíndrica, torulosa e pêndula, deiscente por duas valvas. Por ocasião do amadurecimento, o carpóforo apresenta comprimento médio de 5,3cm (N=22; 4,5cm-8,0cm).

Os frutos têm epicarpo coriáceo, de cor verde, com estrias laterais verde-escuras a vináceas, enquanto ainda jovens (Fig. 47). Tornam-se vináceos ou amarelados com estrias laterais vináceas, quando próximos da maturidade (Fig. 48). Levam cerca de 98 dias para amadurecer e liberar suas sementes. A deiscência inicia-se pela porção distal ao carpóforo, por vezes determinando o enrolamento helicoidal progressivo das valvas, ocasionando a exposição do endocarpo e das sementes. O endocarpo do fruto maduro é carnoso, de cor rosa, e contrasta com o arilo branco, também carnoso, que envolve totalmente cada uma das sementes (Fig. 49). O arilo apresenta alto teor oleaginoso. Na restinga, frutos deiscentes estão regularmente infestados por formigas - *Pheidole* sp. (Fig. 50).

As sementes são obovais a elípticas, medem 10,2mm de comprimento (N=15; 8,0mm-13,0mm) por 6,1 mm de largura (N=15; 5,0mm-7,0mm) e apresentam testa membranácea recoberta pelo arilo. Não apresentam endosperma e o embrião é verde, com cotilédones crassos e dobrados.

O aborto de sementes pode ocorrer em diversos estádios do desenvolvimento das mesmas. Óvulos aparentemente não fecundados e/ou sementes abortadas em estágio inicial de desenvolvimento podem ser visualizados em lupa, mas contados com uma certa dificuldade, especialmente se são muitas e encontram-se muito próximas umas das outras, quando, então, promovem uma constrição do fruto na área abortada (Fig. 51). Constrições do fruto e sementes abortadas podem ocorrer em áreas próximas do estigma, em áreas medianas do fruto ou naquelas próximas ao carpóforo, ou simultaneamente em duas ou três destas áreas (Fig. 52).





Figs.47 a 49: Frutos de *Capparis flexuosa* 47- Frutos jovens; 48- Frutos maduros em fase de pré-deiscência e frutos deiscentes, expondo sementes ariladas; 49- Frutos deiscentes infestados de formigas (*Pheidole* sp.).





Fig. 50: Corte longitudinal do fruto de *Capparis flexuosa*, mostrando semente fértil e semente abortada.

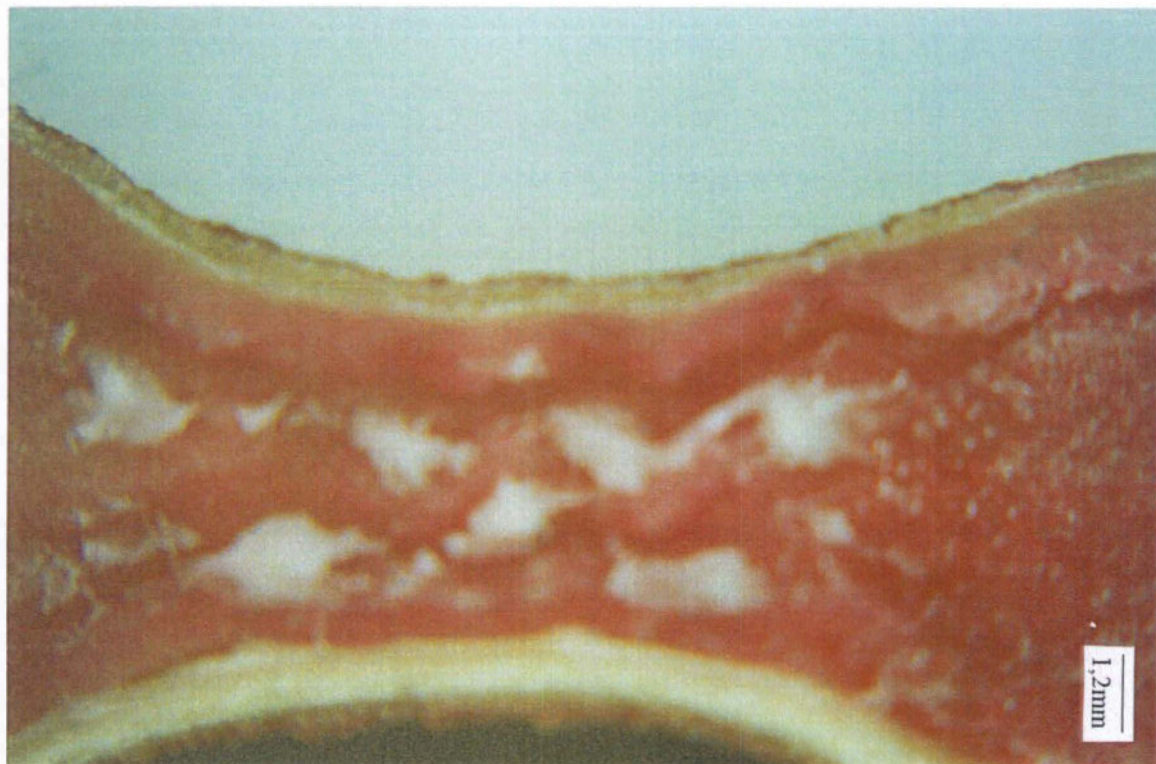


Fig. 51: Constrição dos frutos de *Capparis flexuosa*, mostrando que estas áreas correspondem a áreas em que não houve desenvolvimento de sementes.

As sementes recém liberadas germinam prontamente em diversos ensaios, com diferentes substratos: papel de filtro úmido, papel de filtro encharcado, vermiculite e terra preta, tendo-se obtido índices de 100% de germinação após 7 dias (Fig. 53). A presença ou ausência do arilo não afeta a germinação das sementes. Nos ensaios com papel de filtro, no entanto, a infestação por fungos é muito grande, com prejuízo no desenvolvimento inicial das plântulas. Em terra preta e vermiculite, a presença do arilo não prejudica o vigor e o desenvolvimento das plântulas. As sementes perdem rapidamente a viabilidade quando desidratadas. Assim, sementes secas coletadas sobre o solo das áreas naturais não germinam (N=10).

A busca de sementes e plântulas sob a planta-mãe revelou que sementes germinadas podem ser encontradas totalmente enterradas, até cerca de 5cm de profundidade, no solo arenoso (Fig. 54). Nesses locais há, em geral, uma grande concentração de formigas. As plântulas, cujos cotilédones emergem do solo, apresentam hipocótilo esbranquiçado e intumescido até a porção emergente (Fig. 55). A extensão do intumescimento do hipocótilo reflete a profundidade em que a semente foi enterrada.

Experimentos simulando o soterramento das sementes de *C. flexuosa* foram feitos em laboratório e os resultados estão expressos na Fig. 56. Nas sementes colocadas ao nível do solo, obteve-se 100% de germinação em 8 dias. Naquelas soterradas a 3cm de profundidade, o sucesso alcançou 90% e as plântulas demoraram entre 12 e 46 dias para emergirem. Nas sementes soterradas a uma profundidade de 6cm, o sucesso caiu para 45,8% e as plântulas demoraram entre 13 e 54 dias para emergirem. Cabe ressaltar que as duas plântulas que emergiram no 54º dia após o início do experimento, tiveram seus cotilédones danificados e morreram. Sementes soterradas a 9cm de profundidade não emergiram plântulas. Observou-se, também no laboratório, a presença de hipocótilo esbranquiçado e intumescido até a porção emergente da plântula (Fig. 57)



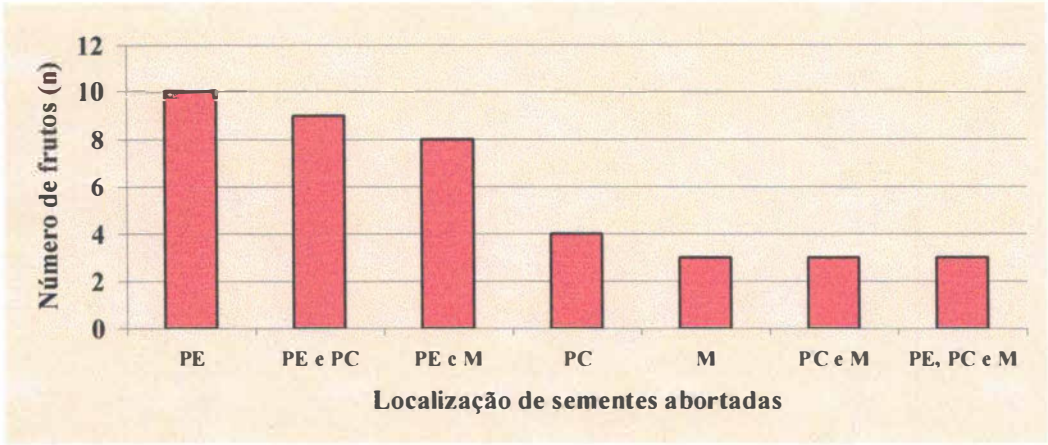


Fig. 52: Distribuição dos frutos de *Capparis flexuosa* de acordo com a presença e localização de abortos de sementes. (PE=próximo do estigma; PC=próximo do carpóforo; M=região mediana do fruto)

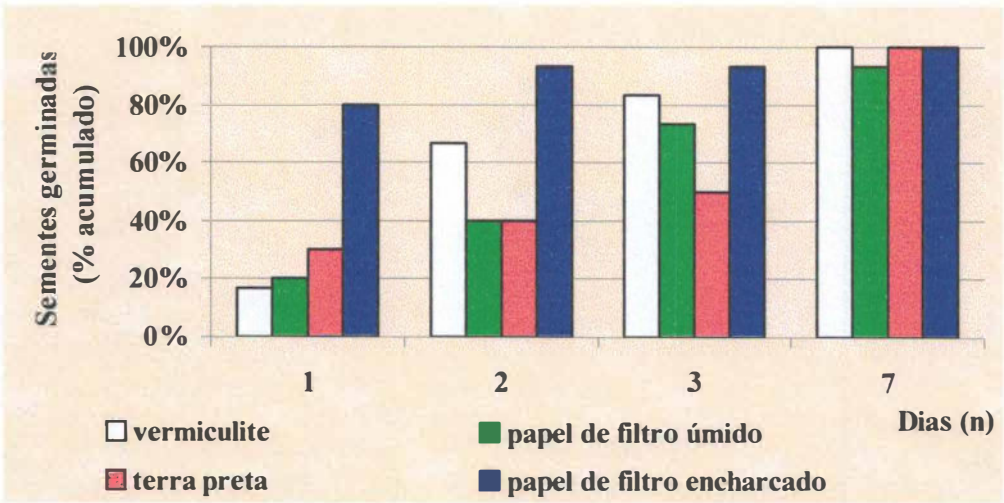


Fig. 53: Ensaio de germinação em *Capparis flexuosa*, utilizando-se sementes recém liberadas do fruto e com arilo (N=15 sementes para cada ensaio).





Fig. 54: Plântulas de *Capparis flexuosa*: a- sementes germinando sob o solo; b-plântulas emergindo do solo.



Fig. 55: Plântulas de *Capparis flexuosa* mostrando hipocótilo branco até a porção emergente.



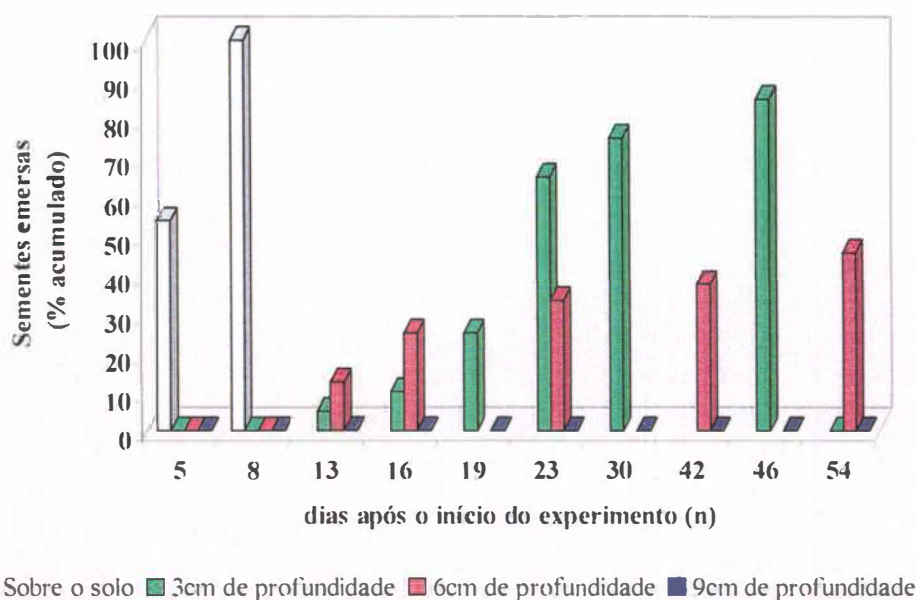


Fig. 56: Germinação das sementes de *C. flexuosa* colocadas ao nível do solo (N=39) e soterradas a 3cm (N=20), a 6cm (N=24) e a 9cm de profundidade (N=12).



Fig. 57: Plântulas de *Capparis flexuosa* originadas de sementes colocadas a 3cm de profundidade (a) e sobre o solo (b). Notar diferença no hipocótilo.

## 5- *Capparis* na restinga: aspectos fenológicos

### 5.1. Estudos fenológicos em *Capparis lineata*

*Capparis lineata* apresenta floração anual, regular, com duração de aproximadamente 4 meses, os quais abrangem o final da estação seca e a primeira metade da estação chuvosa. A emissão dos primórdios florais ocorre na axila das folhas da extremidade dos ramos que, a partir de julho, passam a apresentar intenso crescimento vegetativo.

As observações relativas aos períodos de floração e de frutificação das 14 plantas acompanhadas, durante a floração de 1997 e 1998, estão resumidas no Quadro 2. As populações florescem de setembro a dezembro, com pico de atividade em outubro, quando observa-se o maior número de plantas com produção máxima de flores (Fig. 58). O pico de floração, nestes dois anos, coincidiu com o pico de pluviosidade para os meses de floração da espécie. Em 1997, a precipitação foi mais baixa do que em 1998. Neste último ano, o número de plantas em pico de floração também foi maior, sugerindo que o fator pluviosidade tenha influência na produção de flores de *C. lineata* (Fig. 59). Cabe ressaltar que em 2001, houve forte seca que se estendeu até o final de setembro. Somente a partir das primeiras chuvas, houve crescimento vegetativo e emissão dos primórdios florais. Neste ano, *C. lineata*, em 8 de outubro, ainda não apresentava flores, encontrando-se as plantas em fase de emissão de folhas novas e primórdios florais.

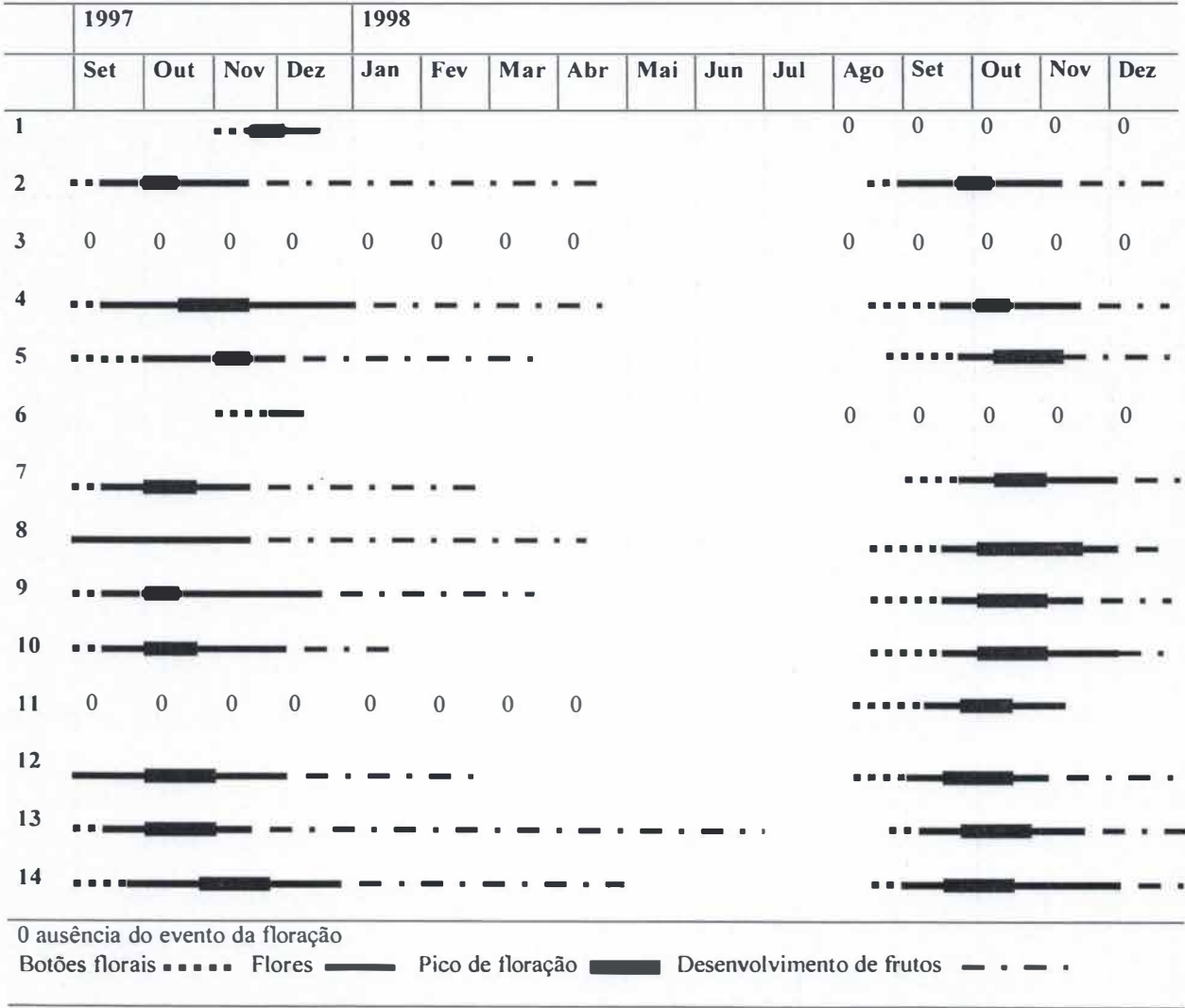
O evento da floração é relativamente sincrônico entre as diversas plantas das populações. Observa-se, no entanto, uma grande variação na intensidade do evento, com plantas produzindo muitas flores ao lado de outras produzindo poucas flores e outras, ainda, sem flores. De um modo geral, as plantas que exibem floração expressiva são muito ramificadas e praticamente todos os ramos florescem, ao passo que aquelas cuja floração é menos conspícua, na maioria das vezes são pequenas e pouco ramificadas, podendo-se supor que a intensidade da floração esteja relacionada com a idade e com o grau de ramificação da planta. As plantas 1 e 6 do Quadro 2, no entanto, a primeira bem ramificada e a segunda de



pequeno porte e portanto pouco ramificada, não emitiram flores em 1998, apesar de já o terem feito, ainda que com pouca expressão, no ano anterior. A planta 4, de médio porte, também ilustrada no Quadro 2, apresentou, em 1998, uma floração bem menos significativa que a do ano anterior, com muitos ramos desprovidos de flores.

*Capparis lineata* emite, em geral, uma flor por dia, por ramo em atividade, embora cada ramo florífero possa ter de 4 a 8 botões. As demais flores do ramo encontram-se em pré ou pós-antese.

Quadro 2: Esquematização dos eventos fenológicos observados em 14 plantas de *Capparis lineata*.



É difícil avaliar o número de flores diárias produzidas por planta, já que os ramos entrelaçam-se e, nas áreas em que várias plantas ocorrem juntas, os ramos misturam-se, dificultando a individualização dos espécimes. Em plantas isoladas, em geral menores, são registradas até 8 flores abertas numa noite. Em áreas contínuas, com cerca de  $4\text{m}^2$ , cobertas com ramos de *C. lineata*, pode-se observar entre 6 e 12 flores em antese. Numa população com aproximadamente 4 plantas desenvolvidas, ramificadas e próximas entre si, numa área com  $8\text{m}^2$ , foram registradas 24 flores abertas numa noite do início de novembro.



Fig. 58: Aspecto de uma área com muitos ramos de *Capparis lineata* em atividade de floração.



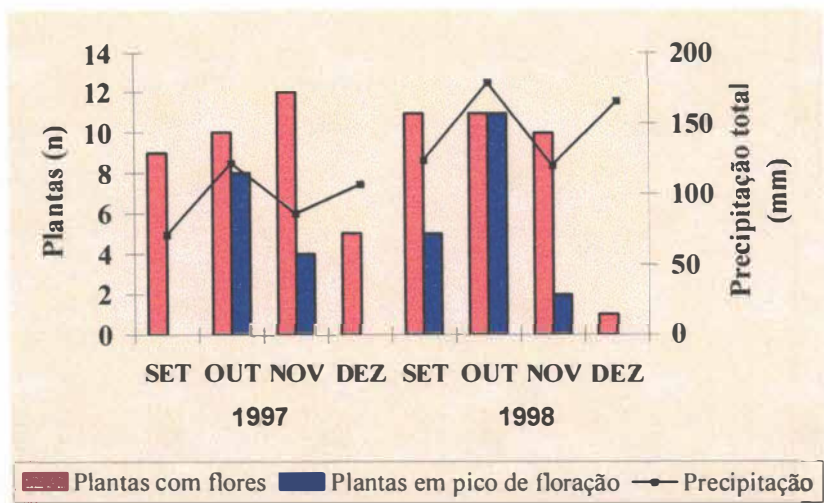


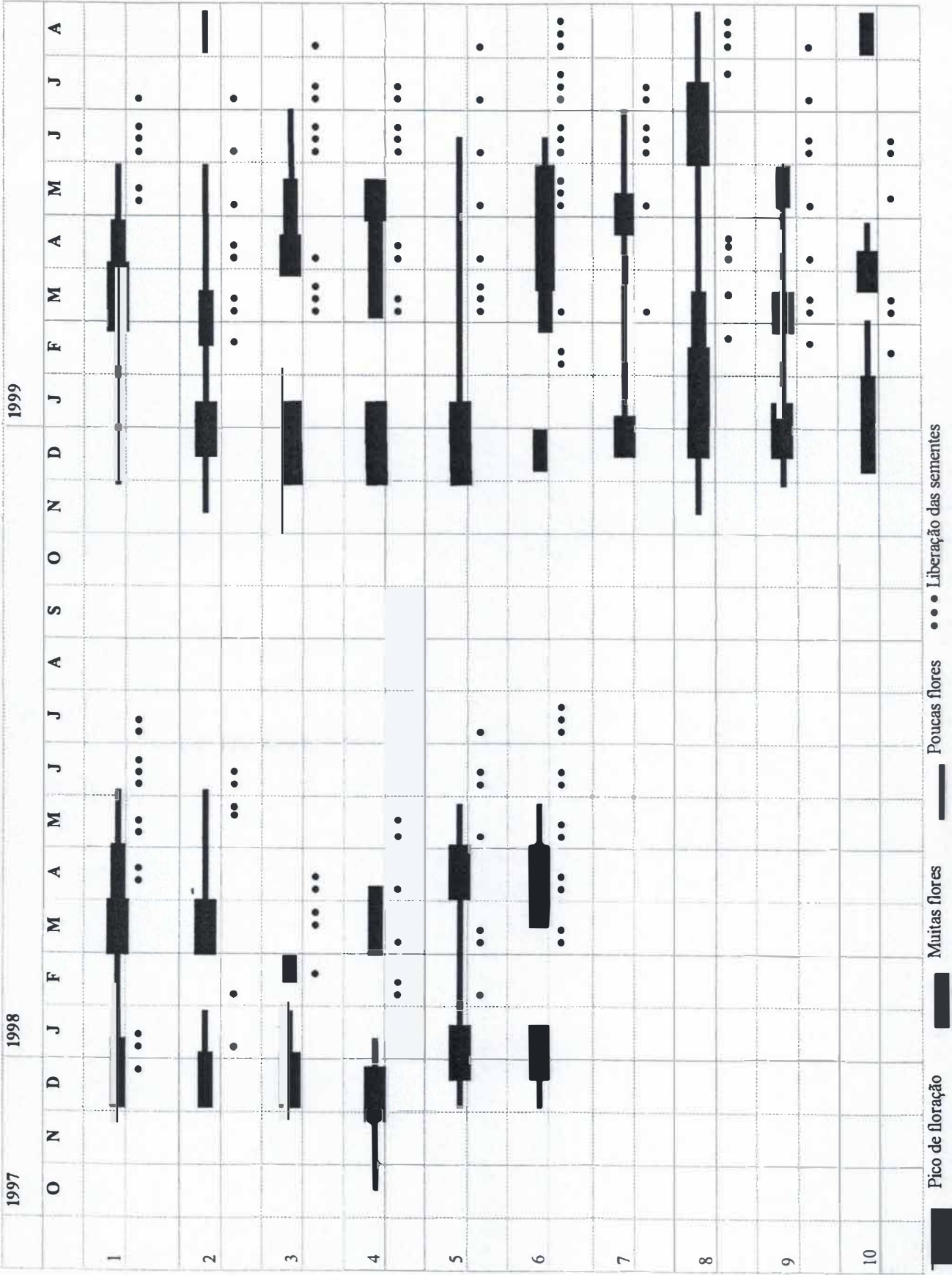
Fig. 59: Distribuição do número de plantas de *Capparis lineata* (com flores e em pico de floração), ao longo de dois períodos de floração (1997 e 1998) relacionadas à precipitação total para cada mês.

Quando a floração se intensifica, é comum observarem-se flores e frutos em desenvolvimento, ao mesmo tempo, numa planta. Analisando-se plantas individuais, o período de frutificação varia de acordo com o número de frutos sustentados. Nas plantas mais produtivas, pode-se encontrar frutos maduros até julho. São observadas plantas que não produzem frutos após período normal de floração (vide planta 11, em 1998, ilustrada no Quadro 2).

5.2.- Estudos fenológicos em *Capparis flexuosa*

As observações relativas aos períodos de floração e de liberação das sementes em 10 plantas, 5 das quais acompanhadas por dois períodos consecutivos, estão resumidas no Quadro 3.

Quadro 3: Esquematização dos eventos fenológicos observados em *Capparis flexuosa*.





*Capparis flexuosa* apresenta floração anual, extensa, tendo-se registrado presença de flores nas populações desde novembro até agosto, portanto, ao longo de 10 meses do ano, embora raras plantas tenham florescido por todo esse tempo (vide planta 8, no ano de 1999, Quadro 3). O período de floração da espécie inicia-se na estação quente e chuvosa, mas prolonga-se pela estação fria e seca.

De um modo geral, em *C. flexuosa*, as plantas iniciam a floração emitindo uma grande quantidade de flores, ao mesmo tempo (Fig. 60). Ocorrem dois picos de floração, um que abrange o mês de dezembro e meados de janeiro e outro nos meses de março e abril. Os dois picos estão relacionados com picos de pluviosidade ao longo da floração (Fig. 61). Cabe ressaltar, ainda, que praticamente ao longo de todo o período de floração há plantas com produção expressiva de flores (Fig. 61). Plantas individuais podem apresentar mais de dois picos de floração, mas nesse caso, os picos são menos conspícuos (vide plantas 9 e 10, em 1999, Quadro 3). Também são observadas plantas que apresentam apenas um pico de floração (vide plantas 1 e 5, em 1999, Quadro 3). Os períodos de maior produção de flores podem estar separados por uma fase de inatividade floral, assemelhando-se, nesse aspecto, a episódios de floração, ou podem estar interligados por um período de baixa produção, às vezes com apenas uma inflorescência por planta, ou com poucos ramos ativos (Quadro 3). O pico de floração de dezembro a meados de janeiro é mais sincrônico que o segundo, embora perceba-se com muita clareza um novo “boom” de flores, principalmente no mês de março, mas que pode também ocorrer apenas em meados de maio e junho para algumas plantas (Quadro 3). No segundo pico de floração, as plantas sustentam ramos com frutos em desenvolvimento e ramos com frutos liberando sementes, além dos ramos com botões e flores. Nos períodos de produção expressiva de flores são registradas até 40 flores em antese, numa única noite, numa única planta, de pequeno porte. Para algumas plantas, nos períodos de pico, a floração pode ser classificada como “em massa” (Fig. 60).

A emissão dos primórdios das inflorescências dá-se em ramos que apresentam crescimento vegetativo. Assim sendo, o crescimento vegetativo em *C. flexuosa* é intenso nos períodos que antecedem os picos de emissão de inflorescências e restringe-se aos ramos que apresentam os primórdios. Nos ramos com inflorescências jovens, os nectários extra florais localizados na axila das folhas novas encontram-se ativos (Fig. 62). Estes nectários perdem a função secretora com o desenvolvimento dos botões florais. O néctar aí secretado é

geralmente consumido por formigas, tendo-se registrado também a visita de *Trigona spinipes* a estes nectários.

Em função do caráter extenso da floração de *C. flexuosa*, observa-se também uma fase contínua de desenvolvimento de frutos, até julho/agosto, com fases de pico de liberação de sementes principalmente por volta de março/abril e de maio/junho, podendo variar um pouco de planta para planta.



Fig. 60: Aspecto de uma planta de *Capparis flexuosa* com produção expressiva de flores.



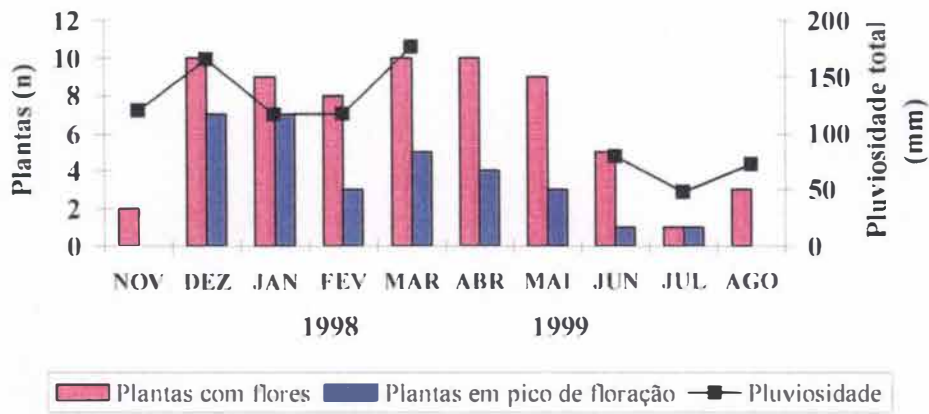


Fig. 61: Distribuição do número de plantas de *C. flexuosa* (com flores e em pico de floração), ao longo do período de floração de 1998/1999, relacionado com a pluviosidade total para cada mês (Nos meses de abril e maio, a estação não registrou os dados de pluviosidade),



Fig. 62: Detalhe dos nectários extra florais de *Capparis flexuosa*.

### 5.3 Observações sobre a polinização em *Capparis flexuosa* e em *Capparis lineata* na restinga de Itaipuaçu

As flores de *C. flexuosa* e de *C. lineata* são polinizadas por esfingídeos.

Para as flores de *C. flexuosa*, foram registradas diversas visitas por esses lepidópteros noturnos, ao longo de cerca de 70 horas de esforço de observação, incluindo todo o período da noite até o início da manhã. As visitas são esporádicas, tendo-se observado o máximo de três visitas, num determinado posto de observação e num intervalo de 3 horas de observação. Também são irregulares, tendo-se registrado ausência de visitas em diversos períodos de observação, embora as condições fossem favoráveis (muitas flores na população, céu claro, pouco vento, temperatura alta e clima úmido). O maior número de visitas ocorre entre 23h e 0h. Foram registradas, no máximo, três visitas subseqüentes, na mesma planta, num mesmo voo forrageiro. Apesar das dificuldades encontradas durante as observações noturnas no campo, observa-se um grande número de estigmas com escamas de lepidópteros e verifica-se uma produção significativa de frutos para a espécie.

Diferentemente de *C. flexuosa*, as observações de visitas de esfingídeos às flores de *C. lineata* no campo reduziram-se a duas, em cerca de 45 horas de observações, incluindo o final da tarde, a noite e o início da manhã.

As visitas por esfingídeos às flores de *C. lineata* e de *C. flexuosa* são rápidas e em nenhum momento o inseto pousa sobre as flores. Os esfingídeos abordam a flor por cima dos estames, num voo pairado, tocando, assim, nos órgãos sexuais das mesmas. Pela disposição das estruturas reprodutivas, estes insetos tocam inicialmente o estigma, que está localizado acima das anteras, em ambas as espécies.

Foram coletados visitando as flores de *C. flexuosa*, *Xylophanes tersa* (Linné, 1777), *Erinnyis obscura obscura* (Fabricius, 1775), mas outras espécies foram observadas e, certamente são também polinizadoras. Os espécimes coletados apresentavam pólen de *C. flexuosa* distribuído na porção ventral do corpo. Para *C. lineata*, os esfingídeos não foram coletados durante as visitas, mas sim através de armadilha luminosa, colocada numa população com muitas flores. Foram capturados um espécime de *Protambulyx strigillis* (Linné, 1771) e um espécime de *Callionima parce* (Fabricius, 1775), ambos com pólen de *C. lineata* sobre a porção ventral do corpo.



Outros lepidópteros noturnos visitam as flores, principalmente de *C. flexuosa*, onde pousam sobre o cálice, abaixo dos estames, pelo lado de fora da flor e sugam o néctar inserindo a espirotromba por entre as pétalas. Estes lepidópteros não tocam no estigma e nas anteras e, portanto, são pilhadores de néctar.

Os registros da presença de escamas de lepidópteros sobre os estigmas de *C. flexuosa* ao longo dos meses de janeiro a maio (Figs. 63a e 64) mostram que o percentual de estigmas com escamas é sempre superior a 46% da amostra e tende a crescer de janeiro a março, quando 77% dos estigmas analisados contêm escamas. A partir de março este percentual passa a declinar. No caso de *C. lineata*, a proporção de estigmas com escamas é muito menor. Em todas as amostras tomadas, entre setembro e novembro, mais de 50% dos estigmas não apresentam escamas de lepidópteros, excetuando-se a segunda quinzena de outubro, quando este percentual atinge 69% (Figs. 63b e 65).

Tanto as flores de *C. lineata* quanto as de *C. flexuosa* são visitadas por insetos diurnos, principalmente por abelhas, durante a manhã seguinte à abertura floral.

Em *C. lineata*, as visitas matutinas ocorrem durante todo o período de floração, já que as flores só entram em pós antese no início da tarde. Entre as abelhas, foram registradas as presenças de *Apis mellifera* Lineu (Fig. 66c), *Trigona spinipes* Fabricius, *Euglossa (Euglossa) cordata* Linnaeus, 1758 (Fig. 66d), que ora coletam pólen e ora coletam néctar, e de *Xylocopa (Neoxylocopa) ordinaria* Smith, 1874, que apenas coleta o néctar (Fig. 66e). Na coleta de pólen, as abelhas pousam sobre a base dos estames e sobem por eles, atingindo as anteras, ou então, não pousam na flor e coletam o pólen diretamente das anteras, fazendo um vôleio em torno da área de apresentação de pólen. Na coleta de néctar, pousam sobre a base dos estames e penetram a língua diretamente na câmara nectarífera ou então realizam visitas abordando a parte inferior da flor (Fig. 66c). De um modo geral, as abelhas não tocam nas áreas estigmáticas e somente *X. ordinaria* pode vir a tocar os estigmas quando aborda a flor, em função do seu tamanho (Fig. 66e). Das 22 flores ensacadas durante a noite e desensacadas pela manhã, dois frutículos iniciaram desenvolvimento. Não foi possível acompanhá-los porque a área foi destruída.

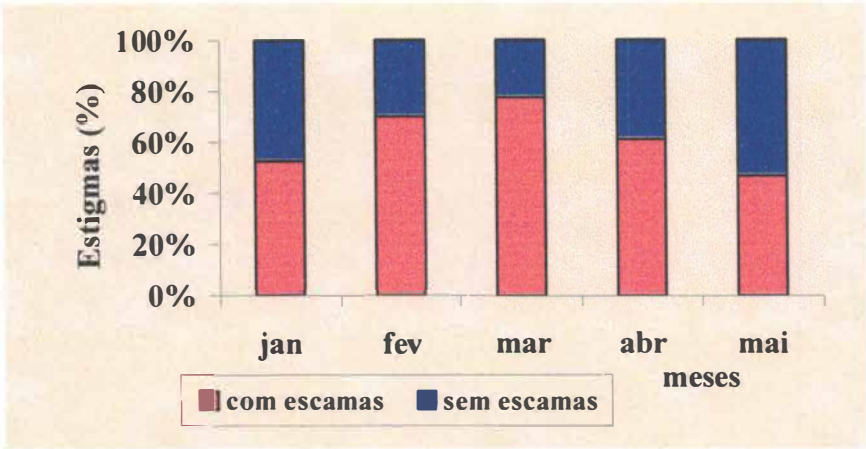


Fig. 63a: Distribuição do percentual de estigmas de *C. flexuosa* com escamas de lepidópteros, ao longo dos meses de janeiro a maio (N=103, 30, 97, 36 e 77 estigmas, respectivamente).

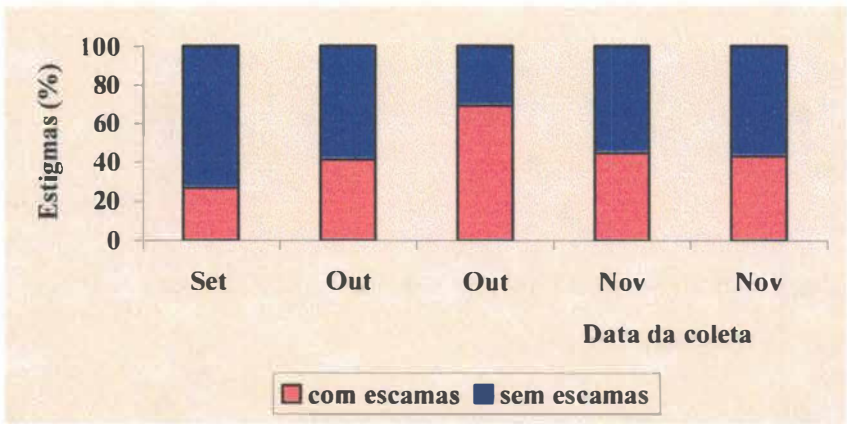


Fig. 63b: Distribuição do percentual de estigmas de *C. lineata* com escamas de lepidópteros, em setembro (N=15), 1ª e 2ª quinzenas de outubro (N=51 e 31) e 1ª e 2ª quinzenas de novembro (N=27 e 26).



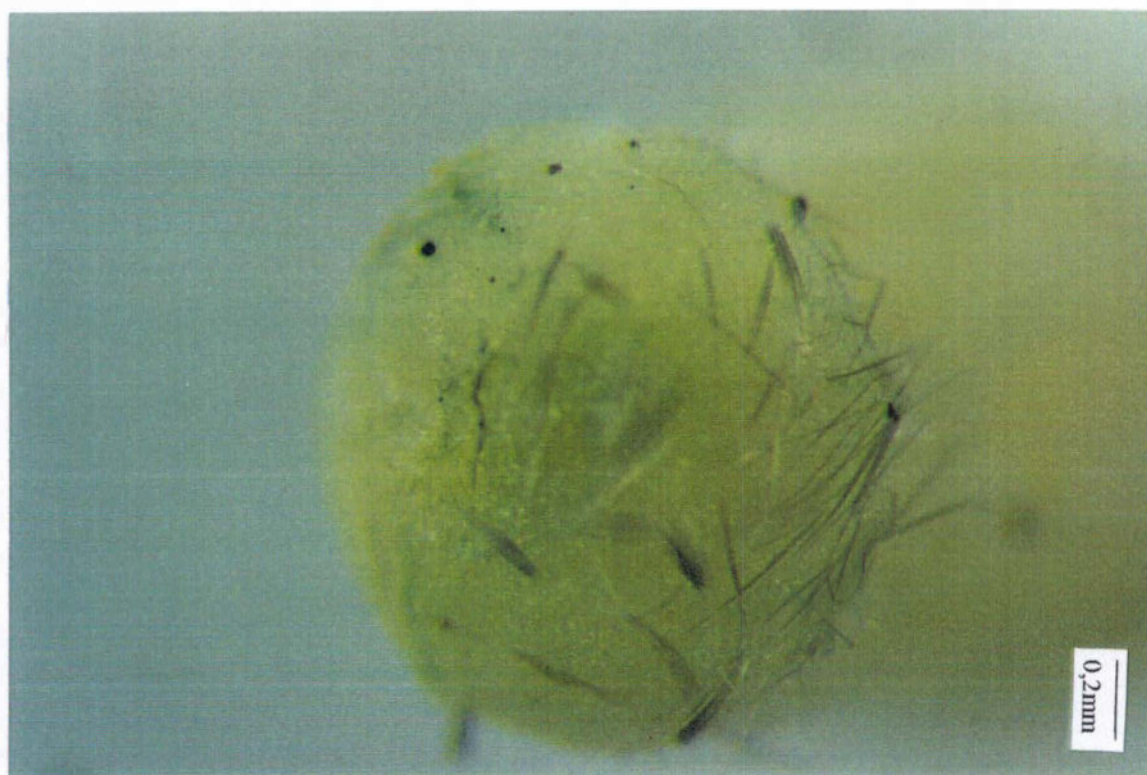


Fig. 64: Estigma de *Capparis flexuosa* com escamas de lepidópteros noturnos.

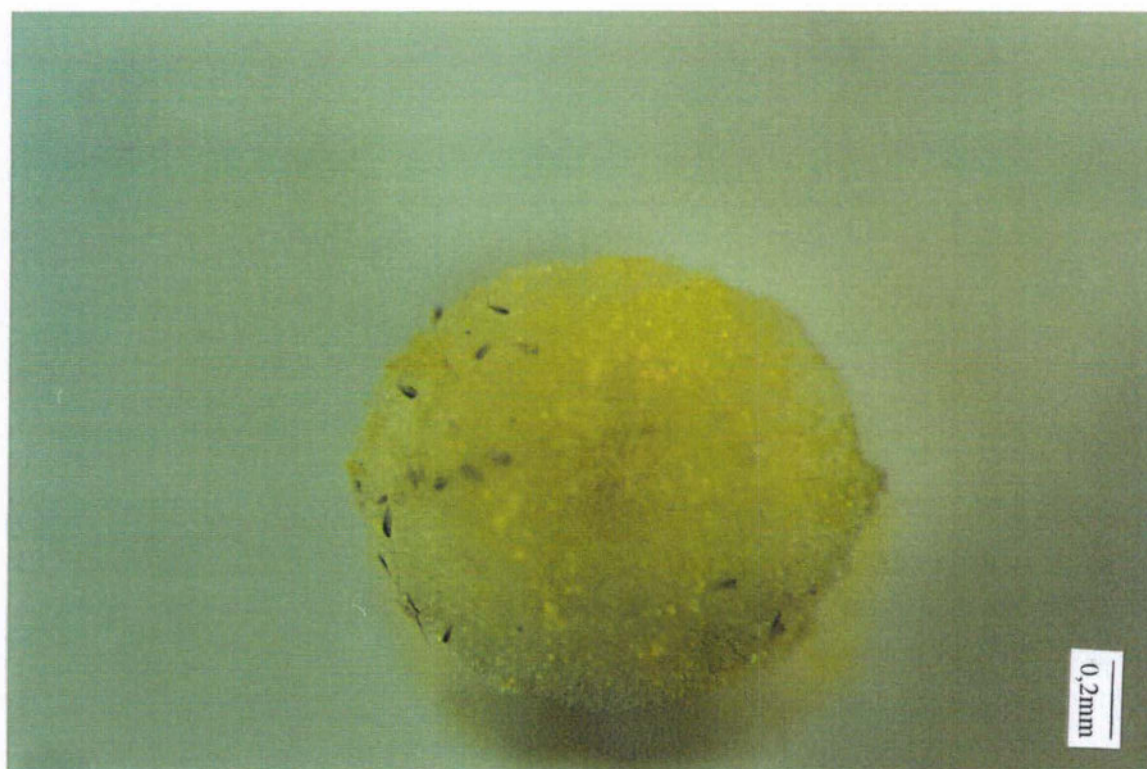


Fig. 65: Estigma de *Capparis lineata* com escamas de lepidópteros noturnos.



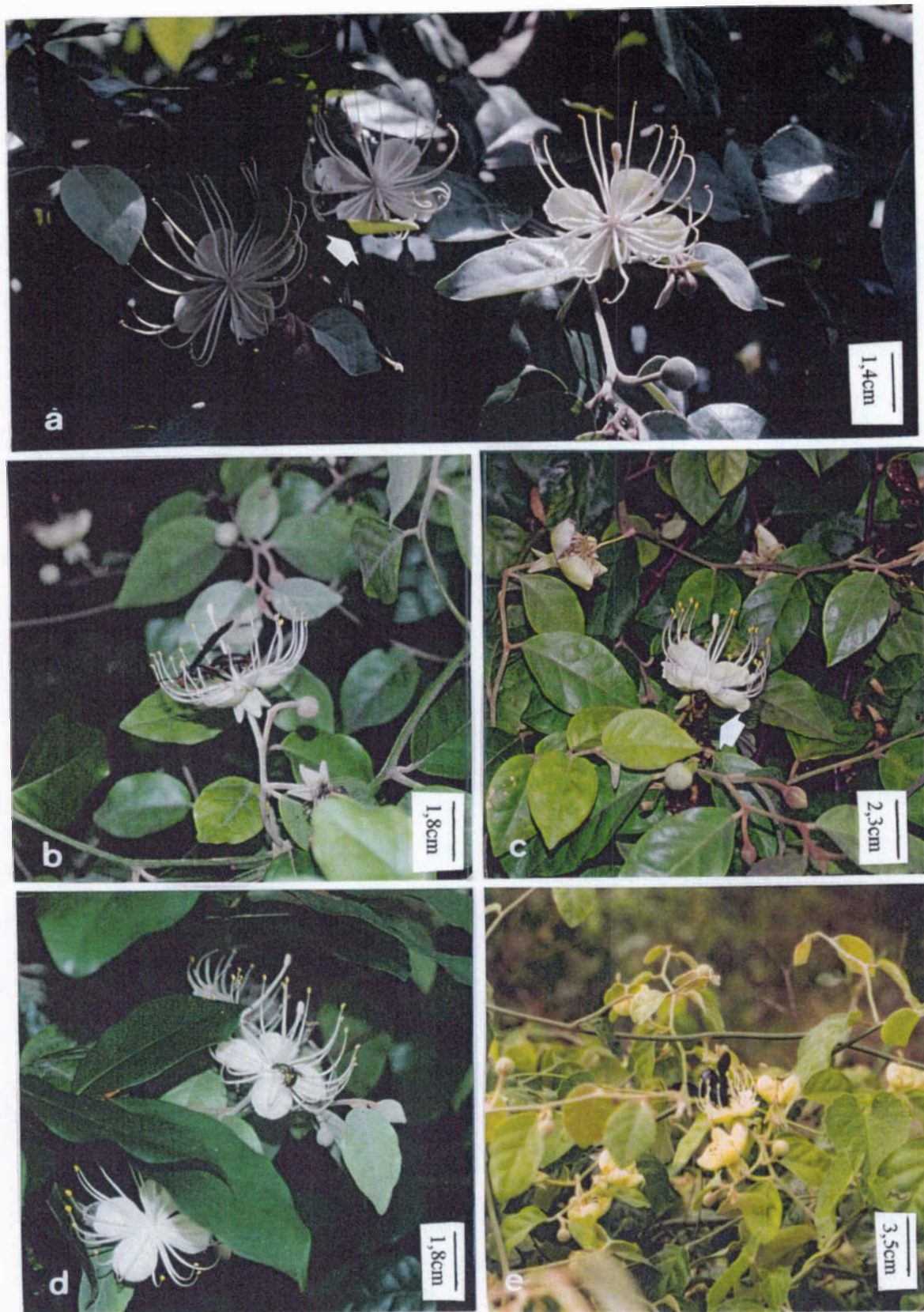


Fig. 66: Vistantes diurnos de *Capparis lineata* que, de um modo geral, não promovem a polinização ou são polinizadores ocasionais (no caso de *Xylocopa ordinaria*): a-Lepidóptero diurno; b-Vespa; c-*Apis mellifera*; d-*Euglossa cordata*; e-*Xylocopa ordinaria*



Em *Capparis flexuosa*, a floração estende-se por dois períodos com características climáticas bem diferentes. De dezembro a março, as temperaturas na restinga, pela manhã, são muito elevadas, tornando-se mais amenas somente a partir de março. As condições climáticas atuam sobre as atividades florais desta espécie, imprimindo algumas diferenças peculiares ao longo do período de floração. Nos meses com temperaturas mais elevadas, os estames caem por volta das 6h. A queda dos estames e logo a seguir das pétalas, nas primeiras horas do dia, interrompe o processo de atividade floral pela descaracterização da unidade de atração das flores. À medida que as temperaturas vão se tornando mais amenas, as flores permanecem completas e vistosas por um período maior. Nos meses de maio e junho, com temperaturas mínimas em torno de 16°C, os estames permanecem presos às flores, ainda que murchos, até por volta das 17h (Fig. 40). As flores que mantêm sua unidade de atração funcional, durante parte da manhã, são muito visitadas por insetos oportunistas, diurnos, que atuam, principalmente, como pilhadores de pólen e de néctar.

As flores de *C. flexuosa* são visitadas pelas abelhas *Apis mellifera* (Fig. 67a), *Euglossa cordata* (Fig. 67b), *Trigona spinipes*, que ora coletam pólen diretamente das anteras e ora forrageiam o néctar e de *Xylocopa ordinaria* que apenas utiliza o néctar (Fig. 67c). Na coleta de néctar, as abelhas pousam sobre o centro da flor ou sobre os estames mesmo murchos e introduzem a língua por entre as pétalas e por baixo dos verticilos de estames, atingindo diretamente a câmara nectarífera. Ao abordarem a flor, as abelhas tocam nos estames e, por vezes, penduram-se nos mesmos para atingir o receptáculo floral. Em algumas ocasiões estes insetos podem também tocar na área estigmática, especialmente *X. ordinaria*, pelo seu tamanho. Na coleta de pólen, de um modo geral, as abelhas não tocam no estigma. As visitas das abelhas iniciam-se por volta das 5h e *X. ordinaria* é a primeira abelha a aparecer nas populações. Ressalta-se que polinizações cruzadas manuais de flores previamente ensacadas, com estames e pétalas recém caídos, originaram frutos, atestando a receptividade do estigma pela manhã. No final do mês de março de 1999, 10 flores ensacadas durante a noite e, portanto, excluídas das visitas noturnas foram desensacadas às 4h30min, sendo intensamente visitadas por *X. ordinaria*. Estas flores produziram 3 frutos pequenos com 1 a 3 sementes, o que sugere que, pelo menos *X. ordinaria*, pode ser considerada um polinizador eventual, ainda que pouco eficiente das flores de *C. flexuosa* (Fig. 68).





Fig. 67: Visitantes diurnos (Hymenoptera) de *Capparis flexuosa*. a-*Apis mellifera*; b-*Euglossa cordata*; c-*Xylocopa ordinaria*.



Lepidópteros diurnos visitam as flores de ambas as espécies de *Capparis* (Fig. 66a) sempre pilhando o néctar de forma ilegítima. O beija-flor *Eupetomena macroura* (Gmelin, 1778) visita tanto flores recém abertas, cujas anteras ainda encontram-se indeiscentes, por volta de 16h e 17h, como também visita flores pela manhã. Não tocam nos órgãos sexuais e são considerados pilhadores de néctar. A vespa ilustrada na Fig. 66b está presente nas flores das duas espécies. Em *C. flexuosa* ela é freqüentemente observada sobre botões desenvolvidos e não foi possível entender os objetivos da sua presença. Em *C. lineata*, esta vespa utiliza o néctar extra-floral dos botões em pré-antese e o néctar floral, através de abordagens ao nectário, via receptáculo floral (Fig. 66b), ou por baixo das flores e suas visitas não transferem pólen.



Fig. 68: Frutos pequenos e com baixo número de sementes de *Capparis flexuosa*, originados pela polinização por *Xylocopa ordinaria*.



5.4. Observações fenológicas nas espécies esfingófilas das restingas do município de Maricá

Nas restingas do município de Maricá ocorrem 9 espécies, em 5 famílias, que se enquadram no critério de flores esfingófilas: *Tocoyena bullata* (Vell.) Mart. e *Guetarda viburnoides* Cham. & Schlecht. (Rubiaceae), *Inga maritima* Benth. e *Pithecelobium tortum* Mart. (Leguminosae), *Cereus fernambucensis* (L.) Lem. e *Selenicereus setaceus* (Salm-Dyck) A. Berger ex Werderm. (Cactaceae), *Cestrum laevigatum* Schlecht. (Solanaceae), além de *Capparis flexuosa* e *Capparis lineata*. O critério para definir flores esfingófilas baseou-se em diversas características que incluíram morfologia, atividade e recursos florais, além de observações das visitas. As espécies estão relacionadas no Quadro 4, juntamente com informações sobre seus períodos de floração, padrões de floração, formas de vida e formas florais (Fig. 69).

Quadro 4: Períodos de floração das espécies esfingófilas das restingas do município de Maricá, com informações sobre formas de vida, padrões de floração e formas florais.

ESPÉCIES	ESTAÇÃO QUENTE / CHUVOSA						ESTAÇÃO FRIA / SECA						forma de vida	Padrão de floração	forma floral
	O	N	D	J	F	M	A	M	J	J	A	S			
<i>Capparis lineata</i>	●	●	○									○	TR	E	Br
<i>Guetarda viburnoides</i>	●	●	○									○ ●	AV/AB	E	Tu
<i>Cereus fernambucensis</i>	●	○	○	●	○							○ ●	AB	P	Tu
<i>Tocoyena bullata</i>	○	●	●	○	○								AB	E	Tu
<i>Selenicereus setaceus</i>	○	●	○									○ ○	TR	E	Tu
<i>Capparis flexuosa</i>	○	○	●	●	○	●	●	○	○				AV/AB	E	Br
<i>Cestrum laevigatum</i>	○	○	●	○			○	●	●	○	○	○	AV/AB	P	Tu
<i>Pithecelobium tortum</i>	○	○	○	○	○	○			○	○	○	○	AV/AB	P	Br
<i>Inga maritima</i>									●	●	○		AV/AB	B	Br

● Pico de floração    ○ Floração  
AB-Arbusto; AV/AB-Arvoreta ou arbusto de grande porte; TR-Trepadeira  
E-Floração extensa; B-Floração breve; P-Floração periódica (Haber & Frankie, 1989)  
Tu-“tube”; Br-“Brush” (Faegri & Pijl, 1971)



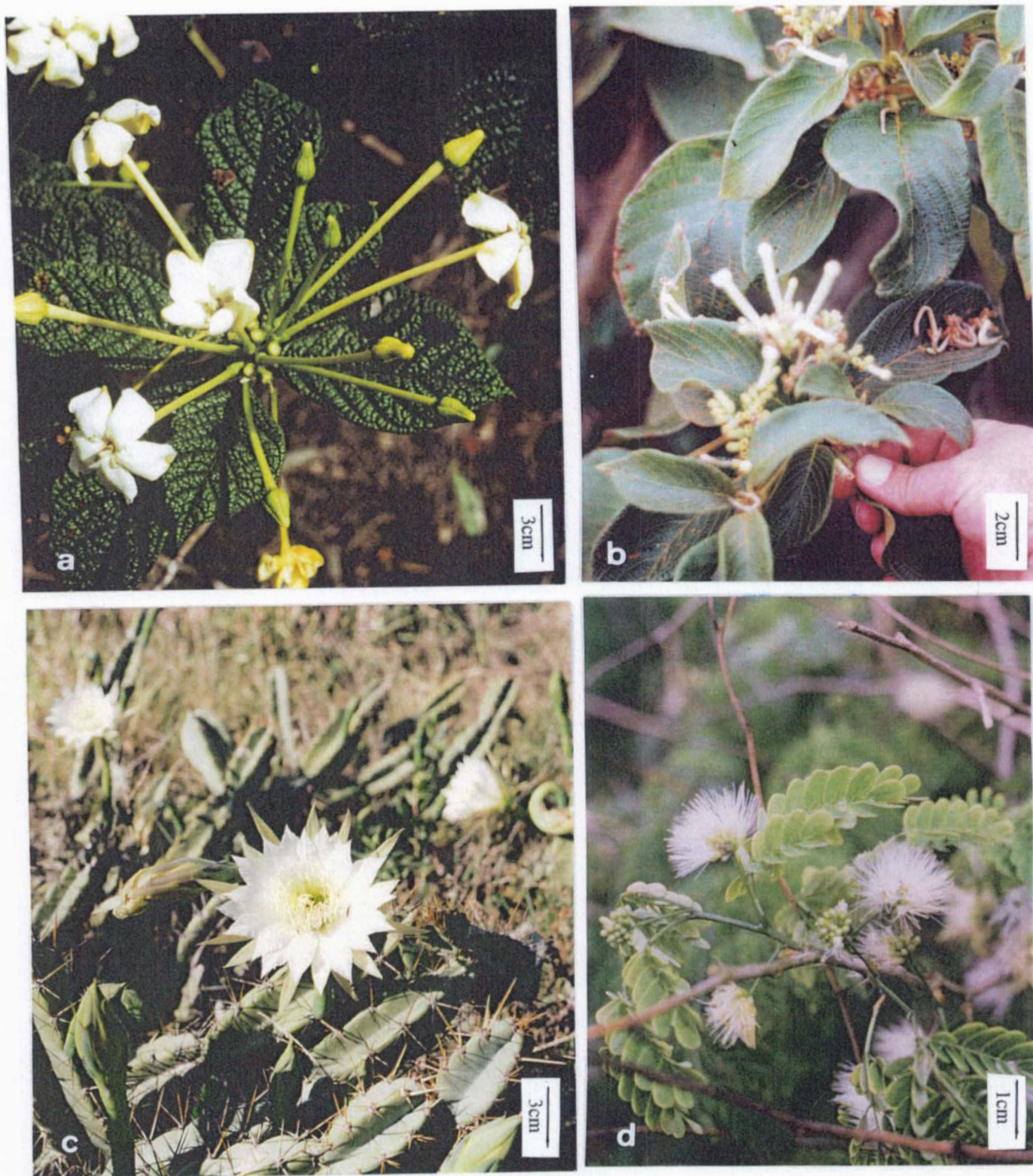


Fig. 69: Flores esfingófilas das restingas do município de Maricá- a. *Tocoyena bullata*; b. *Guettarda viburnoides*; c. *Cereus fernambucensis*; d. *Pithecellobium tortum*.



Incluem cinco arvoretas ou arbustos de grande porte, dois arbustos e duas trepadeiras (Quadro 4).

A floração das espécies esfingófilas na restinga tem seu pico de outubro a dezembro, quando observa-se o maior número de espécies em flor e em pico de floração (Fig. 70). Este período abrange o início e meados da estação quente e chuvosa. Floração mínima ocorre entre março e julho, coincidindo com o final da estação quente e chuvosa e por toda a estação fria e seca. Apenas nos meses de fevereiro e agosto, no entanto, não há espécies em pico de floração. O número de espécies em flor cresce notavelmente por volta do final da estação fria e seca (agosto/setembro).

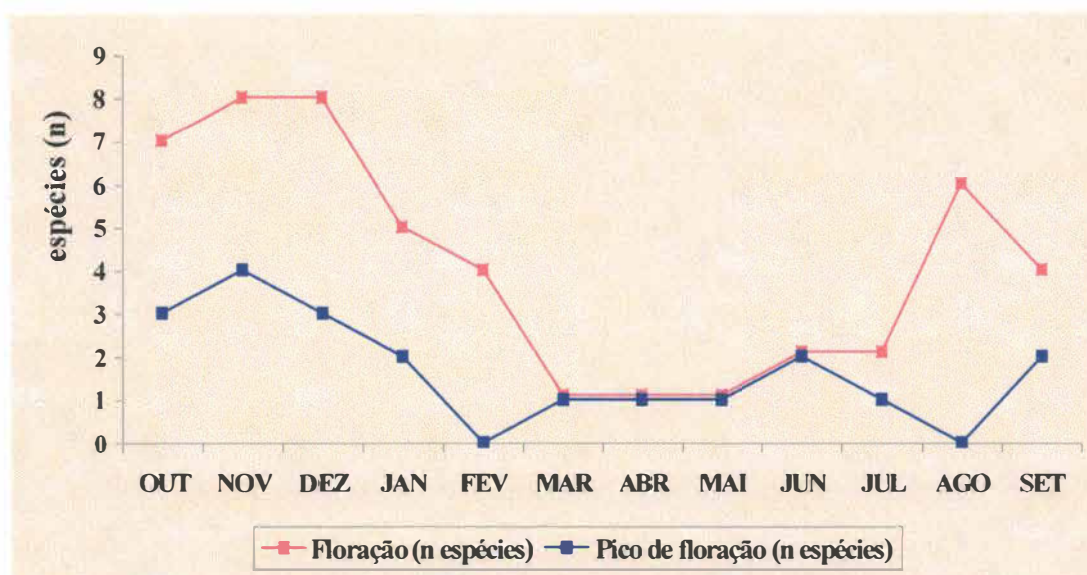


Fig. 70: Número de espécies polinizadas por esfingídeos, em floração e em pico de floração, ao longo do ano, nas restingas do município de Maricá.

A duração da floração varia entre breve, extensa e periódica. *Inga maritima* é a única espécie com floração sazonal breve e totalmente incluída na estação fria e seca; apresenta floração em massa, com assincronia entre alguns indivíduos da população. *Pithecelobium tortum*, *Cestrum laevigatum* e *Cereus fernambucensis* apresentam diversos episódios de floração ao longo do ano, que não incluem todos os indivíduos da população. *P. tortum* e *C. laevigatum* apresentam comportamento de emissão de muitas flores por dia, nos períodos de atividade, caracterizando-se por uma floração em massa. Entre os diversos

episódios de floração de *C. fernambucensis*, os de setembro/outubro e janeiro são muito expressivos e sincrônicos. As demais espécies apresentam floração sazonal extensa, ao longo de mais de três meses do ano, com todo ou grande parte do período de floração incluído na estação quente e chuvosa.

As flores esfingófilas relacionadas no Quadro 4 apresentam corola tubulosa (cinco espécies) ou do tipo “brush” (quatro espécies). As espécies com flores tubulosas apresentam corola condescida, com fauce estreita e lobos distais. Ocorre variação no comprimento do tubo da corola, que atinge os maiores comprimentos em *Tocoyena bullata*, *Cereus fernambucensis* e *Selenicereus setaceus*, assim como no diâmetro da abertura do mesmo. Entre as flores do tipo “brush”, as de *Capparis* são grandes e a flor isolada constitui a unidade de atração. Em *Inga maritima* e *Pithecelobium tortum*, as flores de cada inflorescência estão agrupadas e abrem-se simultaneamente, de modo que o conjunto de estames e estiletes dessas flores forma uma única unidade de polinização. Todas as espécies apresentam flores de cor branca ou creme, às vezes levemente esverdeadas e emitem um odor agradável e doce.



## 6. Biologia floral de *Cleome rosea*

As flores estão reunidas em racemos corimbiformes terminais, acropétalos e frondoso-bracteosos. O arranjo das flores é alternado. Nas inflorescências jovens, tem-se a impressão de uma falsa forma umbelada, uma vez que o alongamento dos entrenós das inflorescências só se dá após o murchamento das flores quando, então, a inflorescência toma a forma de um verdadeiro racemo. Os paracládios de segunda ordem são unifloros e as flores sempre têm em sua base uma bráctea de sustentação (ferofilo) simples, séssil, foliácea, verde e persistente. As brácteas diminuem progressivamente de tamanho até o ápice da inflorescência.

As flores de *C. rosea* são diurnas, unissexuais ou hermafroditas, zigomorfas, de cor rosa, tetrâmeras, dialipétalas e nectaríferas (Figs. 71a-d).

O cálice é dialissépalo, verde, com simetria radial e prefloração aberta. As quatro sépalas são membranáceas e apresentam forma lanceolado-aguda.

Sobre o receptáculo floral há um disco conspicuo, carnosos, de cor esverdeada a amarelada, do qual sobressai uma proeminência anterior-apical, com cerca de 1,5mm de altura, sobre a qual estão inseridos o androceu e o gineceu. As pétalas, por sua vez, inserem-se obliquamente na base do disco, todas dirigidas para o sentido posterior e, portanto, contrário ao da proeminência e dos órgãos sexuais. O néctar é secretado sob a forma de uma gota, na porção posterior do disco (Fig. 72a, b ).

Como consequência da disposição dos órgãos sexuais, das pétalas e da localização da área secretora de néctar, as flores de *C. rosea* são zigomorfas e podem ser funcionalmente divididas em duas porções: uma anterior, mais externa, onde localizam-se os órgãos sexuais que, de um modo geral, são perpendiculares ao eixo da inflorescência; outra posterior, mais interna, onde localizam-se a corola e o néctar (Fig. 72c).

A vista superior de uma inflorescência de *C. rosea*, com diversas flores abertas, mostra claramente a presença de dois círculos concêntricos: o mais externo, ocupado pelos órgãos reprodutivos e o mais interno representado pelas corolas das flores (Fig. 71).

A corola tem prefloração imbricado-contorta e é formada por pétalas livres, membranáceas, elípticas e providas de unguícula filiforme. As unguículas estão dispostas num pequeno semi-círculo, formando um “pseudo-tubo” floral.



Fig. 71 Flores de *Cleome rosea*: a- flores pistiladas; b- flores hermafroditas; c- flores estaminadas; d- flores estéreis.



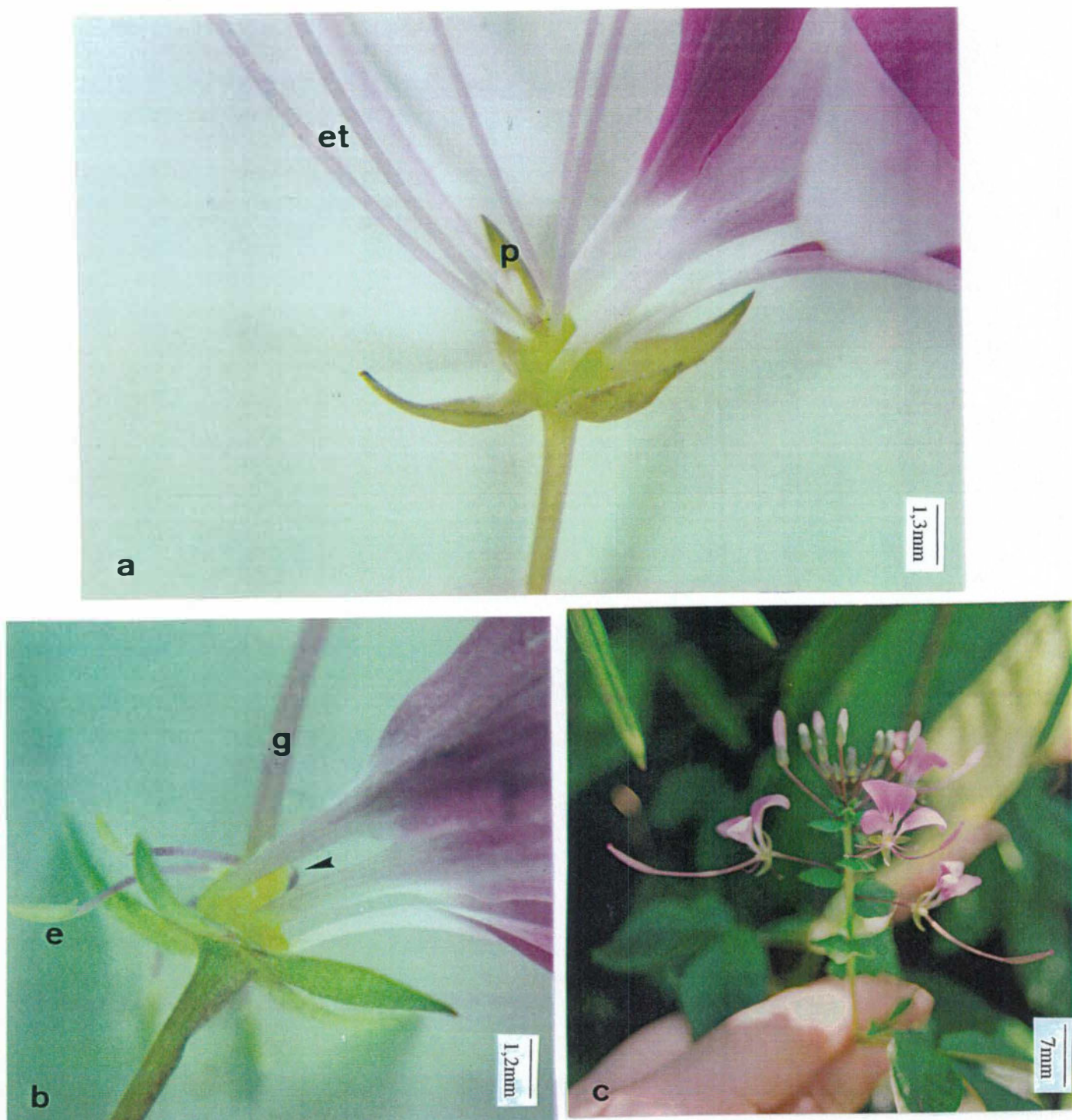


Fig. 72: Detalhe da inserção das pétalas e órgãos reprodutivos em *Cleome rosea*: a- flor estaminada (p-pistilódio; et-estames); b- flor pistilada (g-ginóforo; e-estaminódio; a seta indica gota de néctar sobre o disco); c- Zigomorfismo floral em *Cleome rosea*.

No fundo do “pseudo-tubo”, o néctar é apresentado (Fig. 72b). A porção laminar das pétalas apresenta bordos internos ligeiramente superpostos, conferindo à corola o aspecto de um leque (Fig. 71).

A unguícula é alva e contrasta com a cor rosa do resto da pétala, tendo sido este contraste interpretado como um guia de néctar. A tonalidade do rosa das flores varia muito de intensidade, tendo-se observado plantas com flores de cor rosa pálido até aquelas com flores de cor magenta. Também ocorrem flores cujas pétalas exibem dois tons de rosa. A intensidade da cor rosa das flores é característica intrínseca de uma planta, registrando-se variação entre plantas de uma mesma população.

A abertura floral é um processo lento, que se inicia cerca de 24 horas antes do início da antese. Por volta das 10h, observa-se que a porção basal dos órgãos sexuais projeta-se através de uma abertura latero-dorsal da corola, decorrente do afrouxamento das pétalas (Fig. 73a). Esta abertura progride lentamente, acentuando o aspecto descrito que é característico dos botões em pré-antese, claramente identificados a partir das 12h (Fig. 73b). Cerca das 18h, as pétalas completam seu processo de abertura e soltam-se umas das outras, liberando os órgãos sexuais, ainda não distendidos totalmente, nesta fase. Ocasionalmente, observam-se botões semi-abertos, com pétalas unidas apenas no ápice, contendo um ou outro estame, e os demais livres. Pétalas recém soltas apresentam bordos dobrados para dentro, mantendo-se este aspecto até cerca de 1h. Às 2h, as pétalas já apresentam lâminas distendidas, com ápice levemente deflexo. A secreção de néctar é um evento assíncrono nas flores de *C. rosea*, já que apenas em algumas flores, evidencia-se início de secreção por volta das 2h. Às 5h30min, a maioria das flores está eliminando néctar e as anteras entram em deiscência, expondo totalmente os grãos de pólen. No entanto, apesar de exposto, o pólen não é liberado. Observa-se que, nesta fase, o pólen permanece úmido e não é transferido para os dedos, quando as anteras são tocadas. Por volta das 6h30min, em dias ensolarados e quentes, o pólen é prontamente transferido para os dedos quando as anteras são tocadas, caracterizando a fase de liberação do mesmo. Tal fato é facilmente observável já que o pólen tem cor cinza-escuro e deixa, nos dedos, marca semelhante à de um delineador. Nos dias úmidos e chuvosos, a liberação do pólen pode só ocorrer por volta das 9h. A receptividade do estigma, aparentemente, é concomitante com a liberação do pólen, uma vez que flores polinizadas manualmente por ocasião da deiscência das anteras originaram frutos.



O período de atividade floral prolonga-se por cerca de 28 horas nas flores estaminadas. No início da tarde do segundo dia de antese, as pétalas e estames se desprendem do conjunto a um leve toque. Nas flores pistiladas e hermafroditas a atividade floral prolonga-se por cerca de 40 horas. Nestes dois últimos tipos de flores, o ginóforo pode permanecer por até 4 dias, mesmo sem resultar em fruto.

Flores recém abertas apresentam coloração rosa mais intensa do que aquelas que já atingiram 24 horas de vida. Nestas últimas, a cor das pétalas é sempre mais esmaecida, de modo que as duas são facilmente diferenciáveis numa inflorescência (Fig. 74). O cálice também passa de verde a castanho avermelhado em flores de 24 horas.

As flores emitem odor doce, muito suave, proveniente do néctar acumulado no pseudo-tubo. Nas flores pistiladas, o odor é mais intenso do que nas flores hermafroditas e nas estaminadas. O néctar é repostado em aproximadamente 30min, quando retirado, experimentalmente, através da absorção com papel de filtro.

*Cleome rosea* apresenta ampla variação na expressão sexual de suas flores, tendo-se registrado, tanto nas populações naturais como naquelas em cultivo, emissão de flores pistiladas, estaminadas e hermafroditas, distribuídas em plantas exclusivamente femininas, em plantas com flores hermafroditas e estaminadas (andromonóicas) e em plantas com os três tipos de flores citados (trimonóicas). Ocorre emissão de flores estéreis nos três tipos de plantas.

Entre as diversas plantas oriundas da germinação de sementes coletadas ao acaso de plantas da restinga e mantidas sob cultivo em canteiros experimentais do Horto Botânico do Museu Nacional, quarenta e quatro foram acompanhadas por, pelo menos, 40 dias consecutivos, ao longo do período de emissão de flores. Diariamente, a sexualidade das flores emitidas foi registrada e as plantas foram, então, classificadas quanto à distribuição dos sexos. Os resultados obtidos estão expressos na Fig. 75.

A proporção entre as plantas de *C. rosea* nas populações naturais (considerando-se apenas plantas femininas e plantas andro ou trimonóicas) é muito variável. No ano de 1998/1999, três populações foram contadas: duas compostas apenas de plantas andro ou trimonóicas (N=4 e 8 plantas) e uma composta de 3 espécimes femininos e 24 andro ou trimonóicos. No ano de 1999/2000, duas populações foram contadas: uma com 11 plantas femininas e 5 andro ou trimonóicas, e outra com 3 plantas femininas e 5 andro ou trimonóicas.

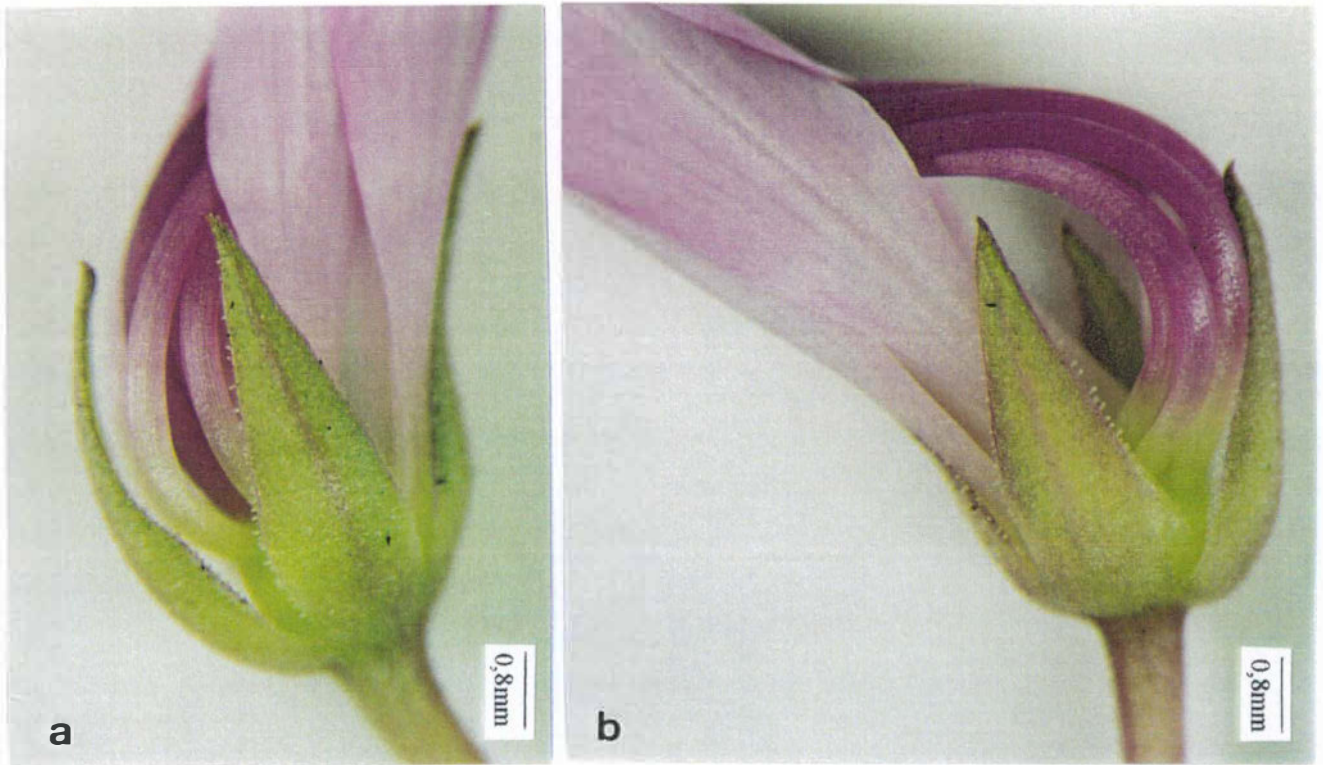


Fig. 73a,b: Fases da abertura do botão floral de *Cleome rosea*.



Fig. 74: Inflorescência de *Cleome rosea*, mostrando diferença na coloração das flores recém-abertas e as com mais de 24 horas de vida.



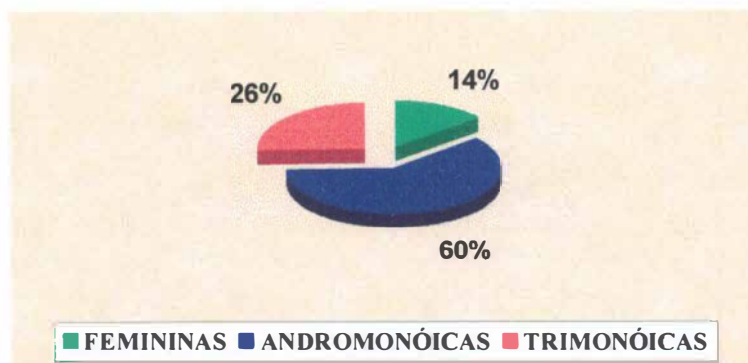


Fig. 75: Distribuição das plantas de *Cleome rosea*, em cultivo, com relação à sexualidade das flores emitidas ao longo de pelo menos 40 dias do período de floração (N=44).

As flores pistiladas apresentam gineceu de cor rosa (Figs. 71a; 72b, c), com ovário unilocular, com duas placentas parietais, multiovulado (média=203,8 óvulos; 154-248; N=10), localizado sobre ginóforo. O ovário é revestido externamente por pequenos pêlos uni e pluricelulares. O estigma é sésil, discóide, seco e papiloso (Fig. 76). Em vista frontal, revela uma pequena fenda central que se comunica com um tecido de transmissão, formado por papilas longas (Fig. 77). Nestas flores, estão presentes seis estaminódios, pouco desenvolvidos, com filetes curtos e anteras esverdeadas, indeiscentes e sem grãos de pólen. Entre as flores pistiladas verifica-se variação tanto no comprimento do ginóforo, quanto no comprimento dos filetes dos estames estéreis (Fig. 78a, b).

As flores estaminadas assemelham-se a um “brush” (Fig. 71c), apresentam gineceu estéril, com ovário esbranquiçado e sem óvulos (Fig. 72a) e androceu com seis estames, constituídos de filetes de cor rosa e anteras ditecas e rimosas da mesma cor. Nestas flores também verifica-se variação no tamanho dos filetes e do ginóforo e no número de estames férteis. Os grãos de pólen são de cor cinza-azulado, triaperturados, praticamente esféricos (diâmetro médio=16,3um; 15,4-17,6um; N=10), pouco esculpturados, sem revestimento lipídico significativo na exina e com alto grau de viabilidade (97%; N=200 grãos de pólen).

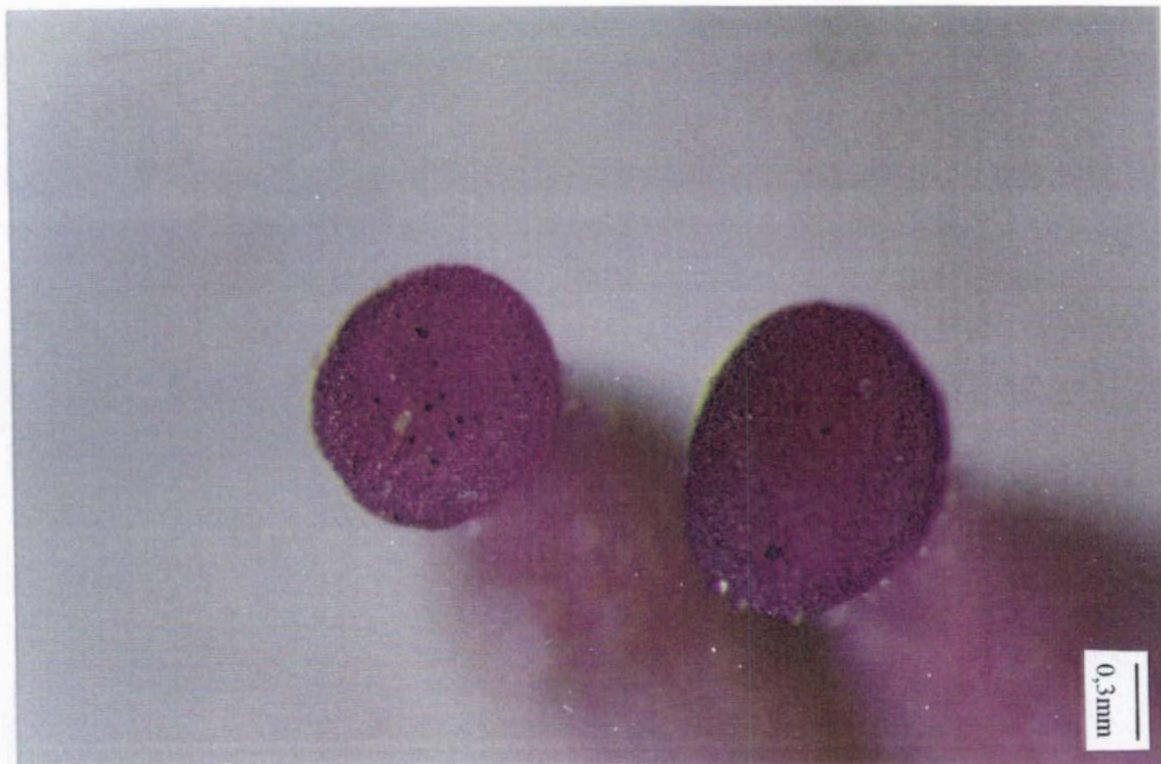


Fig. 76: Detalhe do estigma de *Cleome rosea*.

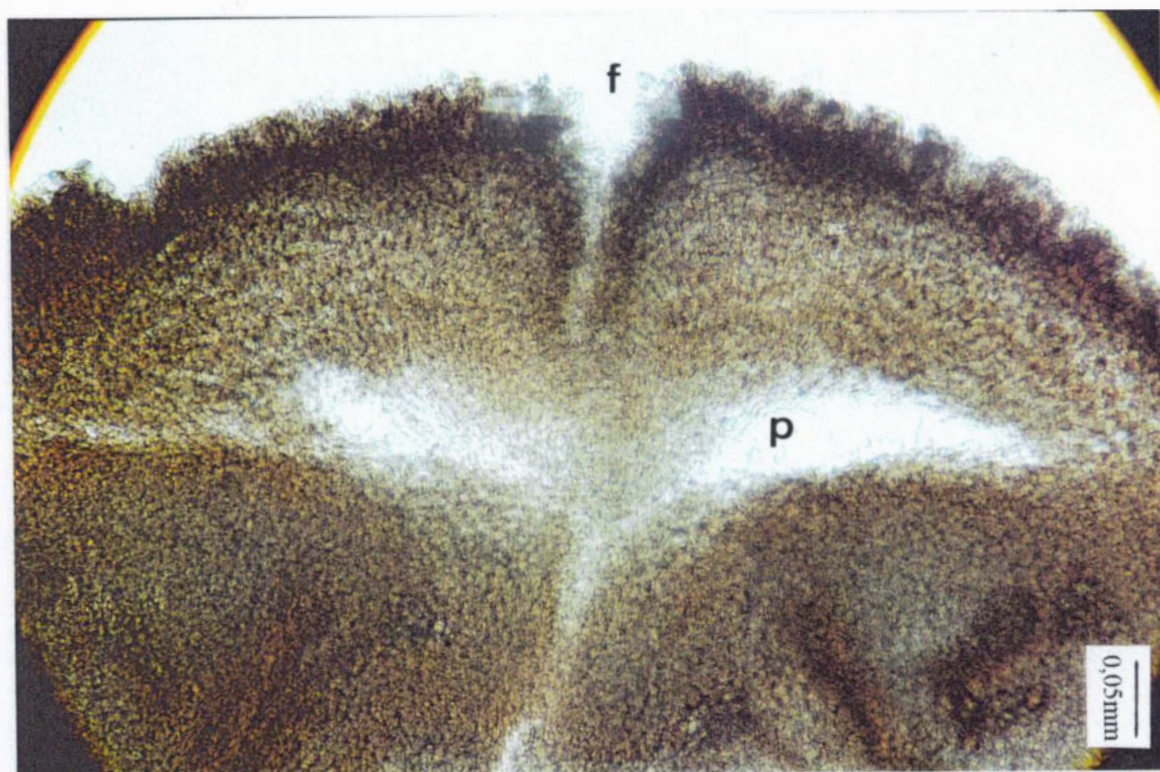


Fig. 77: Corte longitudinal do estigma de *Cleome rosea* (f- fenda, p-papilas longas do tecido de transmissão).





Fig. 78 a: Variação observada nas flores pistiladas de *Cleome rosea*, no tamanho do ginóforo e dos estaminódios. b: Flor pistilada com um dos estaminódios mais desenvolvido do que os demais.



Fig. 79: Flor hermafrodita de *Cleome rosea*, mostrando hercogamia.

As flores hermafroditas (Figs. 71b) apresentam gineceu e androceu férteis, semelhantes aos descritos para as flores pistiladas e estaminadas, respectivamente, os quais exibem as mesmas variações acima assinaladas. O ovário contém em média 283,1 óvulos (196-328; N=10). Nestas flores o androceu é perpendicular ao gineceu, diferenciando-se, neste aspecto, das flores estaminadas (Fig. 71b, 79). A separação espacial entre anteras e estigma caracteriza hercogamia para as flores hermafroditas de *C. rosea*, nas quais a distância entre a antera mais próxima e a área estigmática é de cerca de 2,5cm.

As flores estéreis (Fig. 71d) apresentam gineceu e androceu estéreis. A corola é igualmente atrativa e a secreção de néctar é normal, sugerindo que acumulem apenas as funções de atração e produção de recompensa, sem nenhuma atividade sexual. Este tipo de flor ocorre nos três tipos de plantas.

As medidas referentes às estruturas florais, nos três tipos de flores de *C. rosea* estão resumidas na Tab. V. As flores pistiladas são significativamente menores do que as flores hermafroditas, com relação aos seguintes caracteres: comprimento da unha da pétala ( $t=6,15$ , g.l.=48,  $P>0,99$ ), largura da pétala ( $t=4,54$ , g.l.=48,  $P>0,99$ ), comprimento total da pétala ( $t=8,98$ , g.l.=48,  $P>0,99$ ) e comprimento total do gineceu, incluindo o ginóforo ( $t=3,99$ , g.l.=37,  $P>0,99$ ). Também é significativa a diferença entre as médias obtidas para número de óvulos de flores pistiladas e hermafroditas ( $t=4,95$ , g.l.=18,  $P>0,99$ ). No entanto, quando comparam-se as médias do comprimento do ovário, não há diferença significativa ( $t=0,87$ , g.l.=37). As flores hermafroditas, quando comparadas com as flores estaminadas, são significativamente maiores com relação a comprimento da unha da pétala ( $t=2,53$ , g.l.=46,  $P>0,95$ ) e largura da pétala ( $t=4,49$ , g.l.=41,  $P>0,99$ ), embora as médias de comprimento total das pétalas não sejam significativamente diferentes ( $t=1,92$ , g.l.=46). A análise dos dados apresentados na Tab. V mostra que, nas flores estaminadas, as anteras ( $t=3,26$ , g.l.=113,  $P>0,99$ ) e os filetes ( $t=2,48$ , g.l.=120,  $P>0,95$ ) são significativamente maiores em comprimento do que nas flores hermafroditas. As flores pistiladas, quando comparadas às flores estaminadas, apresentam comprimento total da pétala ( $t=5,73$ , g.l.=52,  $P>0,99$ ) e comprimento da unha da pétala ( $t=2,02$ , g.l.=52,  $P>0,95$ ) significativamente menores. Não há diferença significativa entre as médias obtidas para largura da pétala ( $t=0,85$ , g.l.=47).



Tab.V : Medidas referentes às estruturas florais de *Cleome rosea* (em negrito estão as médias; entre parênteses os valores máximo e mínimo; N= tamanho da amostra)

Peças Florais		Sexualidade da flor		
		♀	♀ <sup>♂</sup>	♂
Pétalas	Comprimento da unguícula	<b>0,34cm (a)</b> <sup>1</sup> (0,3-0,4) N=28	<b>0,44cm (b)</b> (0,3-0,5) N=22	<b>0,38cm (c)</b> (0,2-0,5) N=26
	Largura da lâmina	<b>0,38cm (a)</b> (0,3-0,4) N=28	<b>0,45cm (b)</b> (0,4-0,55) N=22	<b>0,37cm (a)</b> (0,3-0,4) N=21
	Comprimento total	<b>1,10cm (a)</b> (1,0-1,3) N=28	<b>1,38cm (b)</b> (1,1-1,6) N=22	<b>1,30cm (b)</b> (1,1-1,6) N=26
Estames	Filetes (comp.)		<b>2,13cm (a)</b> (1,7-2,7) N=52	<b>2,24cm (b)</b> (1,7-2,9) N=70
	Anteras (comp.)		<b>0,24cm (a)</b> (0,15-0,4) N=52	<b>0,27cm (b)</b> (0,2-0,3) N=63
Gineceu	Ginóforo+ovário +estigma (comp.)	<b>1,99cm (a)</b> (1,4-2,4) N=15	<b>2,38cm (b)</b> (1,7-3,0) N=24	
	Ovário+estigma (comp.)	<b>0,63cm (a)</b> (0,4-0,9) N=15	<b>0,67cm (a)</b> (0,6-1,0) N=24	
	Número de óvulos	<b>203,8 (a)</b> (154-248) N=10	<b>283,1 (b)</b> (196-328) N=10	
Disco	Altura	<b>0,16cm</b> (0,1-0,22) N=12	<b>0,17cm</b> (0,1-0,2) N=12	<b>0,13cm</b> (0,1-0,2) N=24

(1) Letras diferentes na mesma linha referem-se a médias significativamente diferentes.

### 6.1- Observações sobre a polinização das flores de *Cleome rosea*

As flores de *C. rosea* são intensamente visitadas, ao longo do dia, especialmente pela manhã, por muitas borboletas, entre elas: *Heliconius sara apseudes* (Hubner), *Ascia monuste orseis* (Godart), *Dione juno* (Cramer), *Ascia buniae* (Hubner) e *Urbanus p. proteus* (Linné). As visitas intra-florais, de um modo geral, são rápidas, estendendo-se entre 2,4” e 4,4” (N=25). Durante a visita, todas elas pousam sobre as flores, posicionando-se de frente para os órgãos sexuais das mesmas. Toda a porção ventral do corpo desses insetos toca nos órgãos sexuais das flores. As borboletas visitam indiscriminadamente plantas femininas, andro e trimonóicas, embora tenha-se observado uma tendência a realizarem diversas visitas numa mesma inflorescência, numa mesma planta ou em inflorescências próximas entre si. As borboletas são os principais polinizadores de *C. rosea*.

Entre as abelhas, registram-se as visitas de *Apis mellifera*, *Trigona spinipes* e *Euglossa cordata*. *Apis mellifera* coleta pólen ou néctar. Na coleta de pólen, esta abelha não pousa nas flores e o pólen é retirado diretamente das anteras, através de vôo em torno da inflorescência. Ao coletar néctar, pousa no receptáculo floral, podendo tocar nos órgãos sexuais ao abordar ou deixar as flores. As demais abelhas só foram observadas coletando pólen e, como não visitam as flores pistiladas, foram consideradas pilhadoras de pólen, embora esporadicamente, possam vir a tocar nos estigmas de flores hermafroditas.



## **7. Estudo fenológico experimental de *Cleome rosea* em canteiros de cultivo**

### **7.1. Floração**

#### **7.1.1. Atividade de floração e expressão sexual nas plantas individuais**

Nas populações de cultivo, as plantas começam a florescer cerca de 4 a 5 meses após a germinação das sementes, estendendo-se a floração por 105,92 dias, em média (N=13 plantas; 55-132dias). O ramo principal é o primeiro a florir e novas inflorescências vão surgindo à medida que os ramos laterais se desenvolvem. Assim, o período de emissão de flores é, na sua maior parte, coincidente com um período de rápido crescimento vegetativo e de desenvolvimento dos frutos.

Os resultados expressos na Tab. VI referem-se às observações tomadas diariamente em 13 plantas (três femininas, quatro andromonóicas e seis trimonóicas), todas mantidas em cultivo nos canteiros do Horto Botânico do Museu Nacional, e incluem registros do número de inflorescências emitidas por planta, dos percentuais de flores emitidas de acordo com a sexualidade, do total de flores produzidas, da duração do período de floração e da relação Fr/ Fl para cada planta acompanhada.

Plantas femininas produzem apenas flores pistiladas, o que caracteriza uma diclinia feminina para a espécie estudada. Nestas plantas, o número total de flores produzidas é, em média, menor do que nas demais plantas (Tab. VI). Entretanto, nas populações da restinga, observam-se plantas femininas bem desenvolvidas e com grande número de inflorescências e flores. Ressalta-se, ainda, que o exemplar feminino de número 83, mantido em cultivo e acompanhado diariamente por 90 dias, chegou a emitir, até essa data, 40 inflorescências e 1217 flores, tendo, entretanto, morrido após forte chuva.. Este resultado ultrapassa o total de inflorescências e de flores registrados para todos os demais exemplares acompanhados ao longo da floração, conforme Tab. VI.

Tab. VI: Dados registrados para população de 13 plantas em cultivo, em canteiro experimental.

Identi- dade da planta	Inflo- rescências (n)	Número de flores (n) (%)			Tempo de floração	Total de flores emitidas	Relação fruto/flor
		♀	♀♂	♂			
27	13	91 (100%)	-	-	55 dias	91	3,45%
48	11	426 (100%)	-	-	110 dias	426	15,59%
51	10	88 (100%)	-	-	103 dias	88	27,86%
Média	11,33	201,6	-	-	89,3 dias	201,7	15,63%
18	11	-	82 (15,3%)	454 (84,7%)	101 dias	536	34,18%
49	05	-	138 (40,5%)	203 (59,5%)	109 dias	341	11,54%
59	09	-	83 (23,8%)	265 (76,2%)	124 dias	349	32,20%
62	08	-	46 (7,9%)	536 (92,1%)	115 dias	582	29,73%
Média	8,25	-	87,3 (19,3%)	364,5 (80,7%)	112,3 dias	452	26,91%
03	15	05 (0,8%)	260 (39,8%)	388 (59,4%)	112 dias	653	11,76%
23	16	04 (0,7%)	96 (17,1%)	461 (82,2%)	102 dias	561	33,87%
29	17	03 (0,4%)	276 (39,9%)	412 (59,6%)	98 dias	691	27,59%
30	21	04 (0,4%)	369 (34,2%)	707 (65,5%)	132 dias	1080	3,10%
46	07	03 (1,3%)	115 (48,7%)	118 (50%)	104 dias	236	12,24%
54	11	11 (2,4%)	122 (26,9%)	320 (70,6%)	112 dias	453	19,12%
Média	14,5	05 (0,8%)	206,3 (33,6%)	401 (65,5%)	110 dias	612,3	17,95%



Os gráficos da Fig. 80 ilustram a atividade de emissão de flores nas 3 plantas femininas (Plantas 27, 48 e 51) e evidenciam a grande variação observada nestas plantas no que se refere à duração do período de floração, ao número de flores emitidas e ao padrão de emissão das mesmas. Assim, na planta 48 observa-se intensa produção de flores, com pico de emissão entre o 25º e o 60º dias de floração, ao passo que nas plantas 27 e 51 não há um pico expressivo de emissão e poucas flores são produzidas por dia, ao longo do período de atividade.

As plantas andromonóicas (Fig. 81) e as trimonóicas (Fig. 82) também não apresentam um padrão de emissão de flores. No entanto, em todas elas há um período inicial, com duração de 5 a 10 dias, em que só são emitidas flores hermafroditas. Tal fato decorre da posição destas flores nas inflorescências: são as primeiras flores da grande maioria das inflorescências emitidas, como será visto mais adiante. Este período inicial, apenas com flores hermafroditas, corresponde ao período de atividade da primeira e, até então, única inflorescência de cada planta, na sua fase inicial de desenvolvimento. Nas plantas 18, 62 (Fig. 81) e 23 (Fig. 82), praticamente ao longo de toda a floração predominam flores estaminadas. Estas plantas foram as que apresentaram maiores proporções de flores estaminadas (Tab. VI). Nas plantas 49 (Fig. 81), 03 e 46 (Fig. 82), alternam-se períodos em que ora predominam flores estaminadas e ora predominam flores hermafroditas. Estas plantas foram as que apresentaram as menores proporções de flores estaminadas (Tab. VI). Nas plantas 59 (Fig. 81), 46 e 54 (Fig. 82) observam-se fases de emissão exclusiva de flores hermafroditas, além da fase inicial, comum a todas. No entanto, fases de emissão exclusiva de flores estaminadas são muito mais frequentes e ocorrem em todas as plantas (Figs. 81 e 82). Ao contrário das plantas femininas, nas andromonóicas e trimonóicas são raros os períodos de não emissão.

Nas plantas trimonóicas a proporção de flores pistiladas é, em média, igual a 0,8% e, portanto, diminuta. Nestas plantas o número total de flores produzido é consideravelmente maior do que nas plantas andromonóicas. O aumento do número de flores, entretanto, não se reflete num aumento do período de floração. A emissão de flores pistiladas somente ocorre a partir da segunda metade do período de floração (Fig. 82). Ressalta-se a tendência observada de incremento na emissão de flores hermafroditas e femininas no final da floração das plantas trimonóicas (Fig. 82).

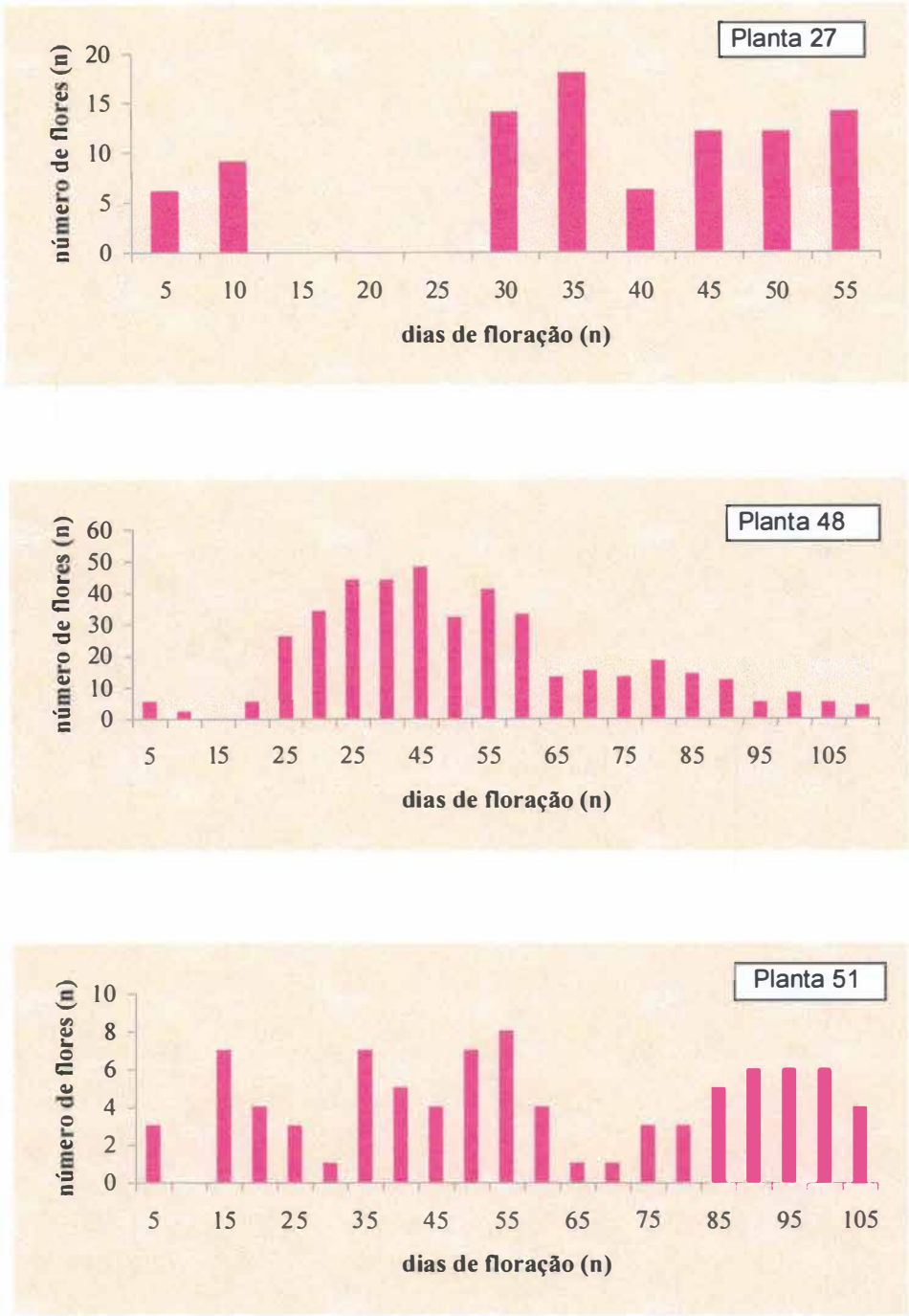


Fig. 80: Distribuição do número de flores pistiladas produzidas ao longo do período de floração de *Cleome rosea* - plantas femininas.



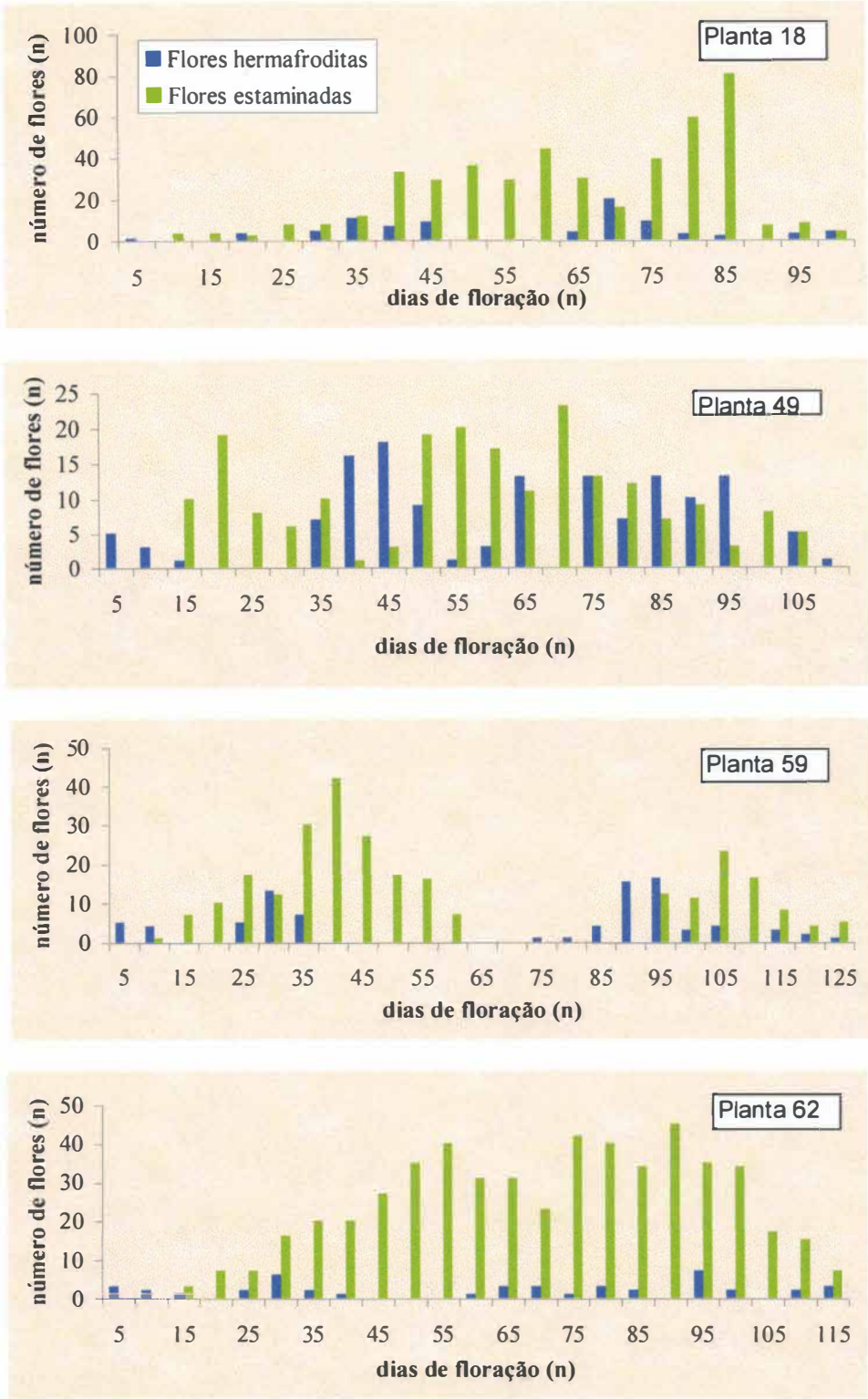


Fig. 81: Distribuição do número de flores estaminadas e hermafroditas emitidas ao longo do período de floração de *Cleome rosea* - plantas andromonóicas.

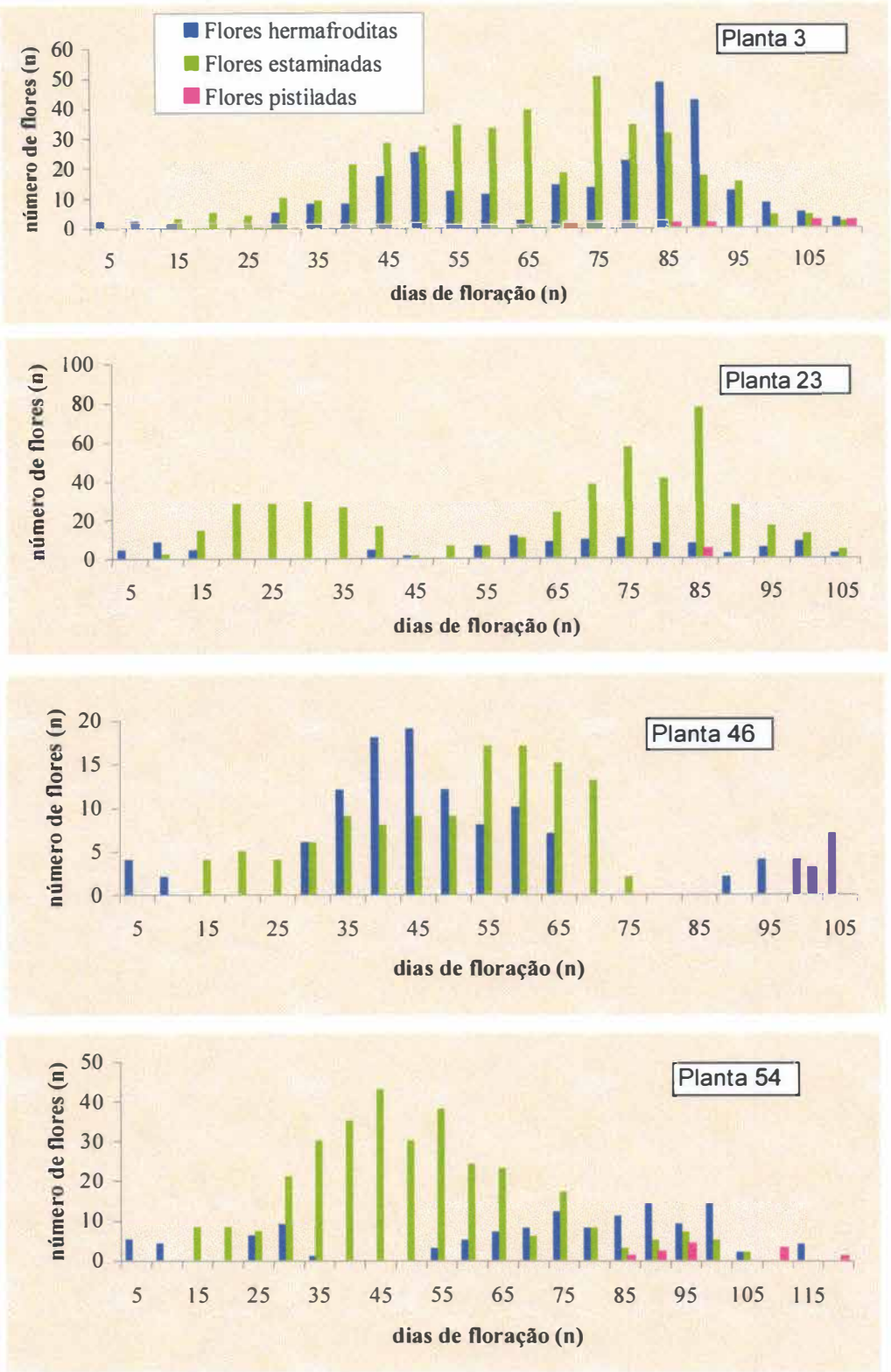


Fig. 82: Distribuição do número de flores estaminadas, pistiladas e hermafroditas ao longo do período de floração de *Cleome rosea* - plantas trimonóicas.



Outra característica observada na atividade de floração das plantas andromonóicas e trimonóicas é a ausência de um pico de floração (maior número de flores emitidas por dia) evidente e padronizado. Em algumas plantas está deslocado para a segunda metade do período de atividade floral, depois do qual há uma queda brusca do número de flores emitidas, como ilustrado na planta 18 (Fig.81) e na planta 23 (Fig.82).

### **7.1.2. Atividade de floração e expressão sexual nas inflorescências de *Cleome rosea***

A tab. VII apresenta os 17 padrões de emissão de flores, ao longo das inflorescências, registrados a partir do acompanhamento diário de 273 inflorescências de 37 plantas em cultivo. Também são apresentados o número de inflorescências que exibiram cada padrão e o número médio de flores pistiladas, hermafroditas e estaminadas emitidas em cada caso.

Inflorescências exclusivamente compostas de flores pistiladas são sempre emitidas por plantas femininas.

Entre as plantas andromonóicas e trimonóicas predominam inflorescências nas quais inicialmente são emitidas as flores hermafroditas e, subseqüentemente, as flores estaminadas, tendo sido este o caso de 64,5% das inflorescências amostradas, excluindo-se da amostra as inflorescências femininas. Esta separação temporal na produção de flores hermafroditas e estaminadas pode ser interpretada como uma dicogamia interfloral, ainda que em 8% dos casos tenha-se observado uma descaracterização das fases, havendo emissão dos dois tipos de flores num mesmo dia. A alternância entre ciclos de flores hermafroditas e estaminadas pode ocorrer até sete vezes, embora com menor frequência (Tab. VII).

De um modo geral, as flores estaminadas nunca são as primeiras flores emitidas numa inflorescência. Ressalta-se que nos três casos relacionados na Tab.VII., observaram-se brácteas vazias, possivelmente devido ao aborto das primeiras flores. Inflorescências compostas apenas por flores hermafroditas ocorrem em plantas andromonóicas e trimonóicas, em geral no final do período de floração. Inflorescências que emitem flores pistiladas, juntamente com flores hermafroditas e/ou estaminadas, caracterizam as plantas aqui chamadas trimonóicas e, mesmo nestas, são raras.

Tab.VII: Estudo da expressão sexual das flores, nas inflorescências de *Cleome rosea* Vahl.

Seqüência de flores numa inflorescência	No. de inflorescências (N=273)	Número médio de flores por inflorescência (n)		
		♀	♀♂	♂
♀	59	21,9	-	-
♀♂	13	-	8,9	-
♂	01	-	-	78,0
♀♂♂	138	-	9,2	55,8
♀♂♂♀	09	-	17,8	22,6
♀♂♂♀♂♂	31	-	16,7	54,0
♀♂♂♀♂♂♀	01	-	40,0	20,0
♀♂♂♀♂♂♀♂♂	02	-	17,5	22,0
♀♂♂♀♂♂♀♂♂♀	01	-	48,0	33,0
♀♂♂♀♂♂♀♂♂♀♂♂	04	-	28,8	57,5
♂♀♂♂	02	-	14,0	98,0
♀♀♂	03	2,3	10,3	-
♀♀♀	02	1,0	2,0	-
♀♂♀♀	03	1,3	5,7	-
♀♀♂♂	01	1,0	6,0	57,0
♀♂♂♀♂♀♂♂	01	3,0	26,0	38,0
♀♂♂♀♂♀♀♀	02	1,0	25,0	2,0

As Tabs. VIII e IX mostram os resultados do estudo de todas as inflorescências emitidas em plantas acompanhadas por todo o período de floração. Os dados apresentados referem-se a três plantas femininas, quatro andromonóicas e quatro trimonóicas. O estudo comparativo de todas as inflorescências de uma planta mostra que as últimas inflorescências emitidas apresentam muito menos flores do que as primeiras, observando-se, assim, uma grande amplitude no cálculo do número médio de dias em que as inflorescências permanecem em atividade de emissão e no número médio de flores por inflorescência.



As plantas femininas produzem inflorescências com média de 18,43 flores, emitidas num ritmo de 0,97 flores/dia/inflorescência (Tab. VIII).

Nas plantas andromonóicas e trimonóicas, as inflorescências emitem, em média, um total de 47,71 flores. Na fase inicial destas inflorescências são produzidas, em média, 9,64 flores hermafroditas, num ritmo de 0,91 flores/dia/inflorescência (Tab. IX). É interessante ressaltar que a passagem da fase de emissão de flores hermafroditas para a fase de emissão de flores estaminadas muitas vezes é gradativa, de modo que as primeiras flores hermafroditas apresentam ginóforo bem desenvolvido e este sofre redução gradual até que as flores emitidas passam a ser exclusivamente estaminadas, por aborto do órgão feminino. Flores estaminadas são emitidas num ritmo médio de 1,79 flores/dia/inflorescência (Tab. IX).

Tab. VIII: Dados referentes às inflorescências das plantas femininas mantidas em cultivo e acompanhadas diariamente (entre parênteses estão os valores mínimo e máximo da amostra; N= tamanho da amostra)

Identificação da planta feminina	Inflorescências produzidas (n)	Duração média da inflorescência (dias)	Número médio de flores por inflorescência (n)	Rítmo médio de emissão (fl./dia/infl.)
27	13	7 (1-14) N=13	7 (1-17) N=13	1,1 (0,57-2,25) N=13
48	11	30,27 (19-58) N=11	38,72 (10-95) N=11	1,23 (0,53-2,20) N=11
51	10	16,78 (9-29) N=10	9,56 (4-19) N=09	0,58 (0,31-0,95) N=09
Média	11,33	18,02	18,43	0,97

Tab. IX: Dados referentes às inflorescências de 4 plantas andromonóicas e 4 trimonóicas mantidas em cultivo e acompanhadas diariamente (entre parênteses estão os valores mínimo e máximo da amostra; N= tamanho da amostra)

Identidade. da planta (n <sup>a</sup> )	Inflorescências produzidas (n)	Duração média da inflorescência (dias)	Flores hermafroditas (fase inicial) (n)	Ritmo médio de emissão de flores hermafroditas (fase inicial) (fl./dia/inf.).	Ritmo médio de emissão de flores estaminadas (fl./dia/inf.).	Total de flores / inflorescência (n)
18	11	26,3	6,55	1,05	2,19	48,64
		(2-47)	(2-13)	(0,83-1,44)	(0,8-2,79)	(2-86)
		N=10	N=11	N=11	N=11 ciclos	N=11
49	05	37,4	17,2	1,19	1,93	68,6
		(14-56)	(8-30)	(0,73-1,76)	(1,44-2,23)	(10-119)
		N=5	N=5	N=5	N=7 ciclos	N=5
59	09	27,89	8,22	0,84	1,74	38,77
		(17-52)	(5-11)	(0,56-1,33)	(0,78-2,30)	(9-90)
		N=9	N=9	N=9	N=8 ciclos)	N=9
62	08	50,12	4,38	0,82	1,68	72,75
		(16-86)	(3-8)	(0,38-1,83)	(1,45-1,96)	(8-139)
		N=8	N=8	N=8	N=5 ciclos	N=8
03	15	28	12,6	0,84	1,88	43,53
		(1-60)	(5-23)	(0,4-1,2)	(1-2,5)	(1-137)
		N=14	N=6	N=6	N=9 ciclos	N=15
23	16	25	5,43	0,66	1,28	35,06
		(1-52)	(2-10)	(0,45-0,75)	(0,5-1,57)	(1-81)
		N=14	N=14	N=13	N=15 ciclos	N= 16
29	17	24,29	13,46	0,97	2,23	40,65
		(8-46)	(5-27)	(0,67-1,53)	(1-3,19)	(5-105)
		N=17	N=15	N=11	N=9 ciclos	N=17
30	21	27,71	9,29	0,94	1,41	33,71
		(6-45)	(2-24)	(0,6-1,21)	(1,1-1,66)	(4-65)
		N=18	N=7	N=4	N=4 ciclos	N=7
Média	12,75	30,84	9,64	0,91	1,79	47,71



8. Sistema de Reprodução de *Cleome rosea*

Os resultados dos experimentos de polinização manual, aplicados para compreender o sistema de reprodução de *C. rosea*, estão resumidos na Tab. X. *Cleome rosea* produz frutos a partir de autopolinização induzida, nas flores hermafroditas, bem como a partir de todas as polinizações cruzadas possíveis de ocorrer na natureza.

A espécie não produz frutos por apomixia (N=10 flores femininas e 10 hermafroditas) e nem por autogamia espontânea (N=64 flores hermafroditas). Assim, os índices de autogamia (IAg) e de autofertilização (IAf), para *C. rosea*, são iguais a zero.

Tab. X: Polinizações experimentais em *Cleome rosea*

Experimento	Flores (n)*	Frutos (n)	Sucesso (%)
Autogamia Induzida ♀	33	24	72,7
Geitonogamia ♂ x ♂	11	09	81,8
Geitonogamia ♂ x ♂	12	07	58,3
Geitonogamia ♀ x ♂	02	02	100
Geitonogamia ♀ x ♂	03	03	100
<b>Total de Autofertilizações</b>	<b>61</b>	<b>45</b>	<b>73,8</b>
Xenogamia ♀ x ♂	28	20	71,4
Xenogamia ♀ x ♂	18	10	55,6
Xenogamia ♂ x ♂	10	10	100
Xenogamia ♂ x ♂	06	06	100
<b>Total de Fertilizações Cruzadas</b>	<b>62</b>	<b>46</b>	<b>74,2</b>

\* A amostra pequena de alguns tipos de polinizações manuais é devida à raridade da ocorrência dos dois tipos de flores cruzadas, simultaneamente nas plantas.

A Tab. X mostra ainda que os percentuais de sucesso na produção de frutos a partir de experimentos que redundam em autofertilizações e em fertilizações cruzadas foram muito próximos, com valores de 73,8% e 74,2%, respectivamente. Assim, o índice de autocompatibilidade (IAc) para *C. rosea* é 0,99 ( $>0,75$ ), o que nos leva a afirmar que a espécie é autocompatível, dependendo, porém, de vetores bióticos de pólen para o sucesso da polinização.

Na população em cultivo, a proporção Fr/FI foi maior nas plantas com flores hermafroditas (26,91% e 17,95%) do que naquelas com flores pistiladas (15,63%), conforme Tab. VI. Na restinga, entretanto, as inflorescências de plantas hermafroditas sustentam em média 2,7 frutos (0-9 frutos; N=65) e a proporção Fr/FI é de 38,89% (N=20), enquanto que nas plantas femininas as inflorescências sustentam em média 13,2 frutos (2-32 frutos; N=13) e a proporção Fr/FI é de 40,17% (N=117) (Figs. 83 e 84).

### 8.1. Frutos de *Cleome rosea*

O período de desenvolvimento de frutos e de liberação das sementes de *C. rosea* prolonga-se por, praticamente, todo o período de floração e de vida da planta. Nas plantas femininas, os frutos distribuem-se, em geral, ao longo de toda a inflorescência (Fig. 83), ao passo que nas plantas andromonóicas e trimonóicas os frutos encontram-se na base das inflorescências, quando elas apresentam apenas um ciclo de flores hermafroditas (Fig. 84), ou alternam-se com espaços vazios ao longo da inflorescência, de acordo com o número de ciclos de emissão de flores hermafroditas. Nas inflorescências femininas, podem ocorrer interrupções na produção de frutos, em função da emissão de flores estéreis.

Os frutos são do tipo ceratium, cilíndricos, glabros, verdes, deiscentes em duas valvas membráceas e medem 7,32cm (5,2-10,5cm; N=12) de comprimento por 0,49cm (0,3-0,6cm; N=12) de largura, nas plantas andromonóicas e trimonóicas e 5,32cm (3,0-7,0cm; N=10) de comprimento por 0,43cm (0,3-0,5cm; N=10) de largura, nas plantas femininas.





Fig. 83: Inflorescência de *Cleome rosea* (planta feminina) mostrando grande número de frutos dispersos, praticamente, ao longo de toda a inflorescência.

As médias obtidas para comprimento e largura dos frutos não são significativamente diferentes. Cada fruto leva em média 39,5 dias (34-47 dias; N= 30) para atingir a maturidade e liberar as sementes. Após a liberação dos últimos frutos produzidos, as plantas senescem e morrem.

A Tab. XI compara os dados obtidos para número de óvulos, número de sementes viáveis, número de sementes abortadas e razão S/O, respectivamente, nas flores hermafroditas e pistiladas (das plantas femininas) e/ou nos frutos originados das mesmas.



Fig. 84: Inflorescência de *Cleome rosea* (planta andro ou trimonóica) mostrando localização basal dos frutos. Notar flores na fase masculina de emissão no ápice da inflorescência.

Não há diferença significativa entre o número médio de sementes viáveis/fruto ao compararem-se frutos originados de flores hermafroditas com os de femininas ( $t=0,88$ ; g.l.=19). No entanto, as médias são significativamente diferentes para número de sementes abortadas/fruto, quando comparados os frutos originados de flores hermafroditas com os de flores femininas ( $t=3,21$ ; g.l.=19;  $P>0,99$ ). A razão S/O é maior nas plantas femininas.



Tab. XI: Dados comparativos entre os frutos originados a partir de flores hermafroditas e pistiladas (de plantas femininas), em *Cleome rosea* (entre parênteses estão os valores mínimo e máximo da amostra; N= tamanho da amostra)

Expressão sexual da flor	Número de óvulos (n)*	Sementes viáveis/fruto* (n) e (%)	Sementes abortadas/fruto* (n) e (%)	Relação S/O
Pistilada	203,88 <sup>(a)</sup> I	129,33 <sup>(a)</sup>	32,44 <sup>(a)</sup>	0,63
	(154-248)	(27-252)	(10-64)	
	N=10	79,95% N=9	20,05% N=9	
Hermafrodita	283,11 <sup>(b)</sup>	159,66 <sup>(a)</sup>	91,17 <sup>(b)</sup>	0,56
	(196-328)	(52-279)	(19-178)	
	N=10	63,55% N=12	36,29% N=12	

\*- Letras diferentes na mesma coluna referem-se a médias significativamente diferentes

As sementes de *C. rosea* apresentam forma coclear-reniforme a sub orbicular, com cristas e costelas transversais e são parcialmente cobertas por elaiossoma (Fig. 85). As sementes de frutos, polinizados naturalmente, produzidos pelas plantas femininas apresentam maior percentual de germinação (24,11%; N=1115) do que as sementes de plantas andromonóicas ou trimonóicas (15,74%; N=1315). Os valores obtidos diferem significativamente dos valores esperados ( $X^2=8,32$ ; g.l.=1;  $\alpha=1\%$ ) (Fig. 86).



Fig. 85: Detalhe das sementes de *Cleome rosea*, mostrando elaiossoma.



Fig. 86: Ensaio de germinação de *Cleome rosea* mostrando índice de germinação maior das sementes originadas dos frutos das plantas femininas.



8.2. Análise da produção de frutos nas plantas andromonóicas e trimonóicas da população em cultivo

As proporções Fr/FI observadas para as diversas plantas andromonóicas e trimonóicas em cultivo sugerem que um incremento na proporção de flores hermafroditas, nestas plantas, não corresponde a um incremento na proporção Fr/FI das mesmas (Tab. VI). Ao contrário, observa-se uma correlação negativa entre a proporção de flores hermafroditas e a proporção Fr/FI (Fig. 87) e uma correlação positiva entre a proporção de flores estaminadas e a proporção Fr/FI (Fig. 88).

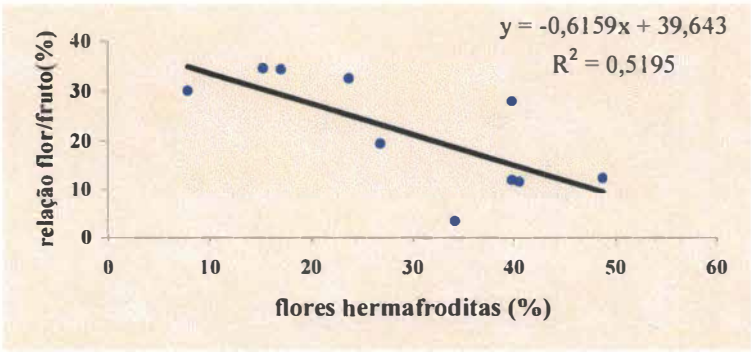


Fig. 87: Gráfico de regressão linear mostrando correlação negativa entre a proporção de flores hermafroditas e a proporção fruto/flor nas 10 plantas andro e trimonóicas de *C. rosea*, sob cultivo.

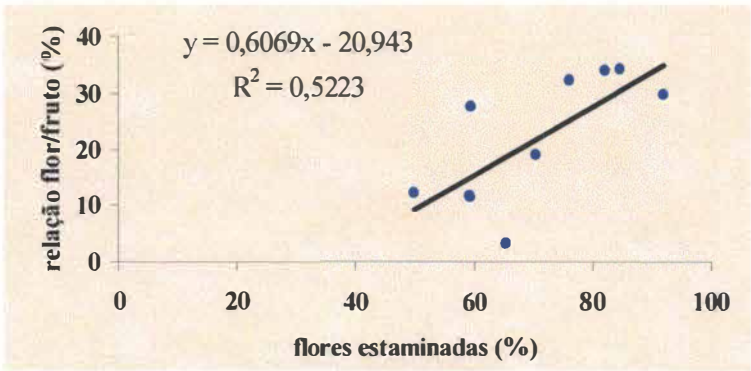


Fig. 88: Gráfico de regressão linear mostrando correlação positiva entre a proporção de flores estaminadas e a proporção fruto/flor nas 10 plantas andro e trimonóicas de *C. rosea*, sob cultivo.

A relação entre o número de frutos produzidos e o número de flores hermafroditas nas inflorescências das plantas andromonóicas e trimonóicas mantidas em cultivo também foi pesquisada. A Fig. 89 mostra a distribuição do número médio de flores hermafroditas emitidas em inflorescências que originaram de 0 a 5 frutos. Observa-se que nas inflorescências que não produziram frutos, o número de flores hermafroditas foi maior do que nas que produziram até cinco frutos, indicando que a presença de frutos acelera a passagem da fase de emissão de flores hermafroditas para a de emissão de flores estaminadas. Se a presença de frutos em desenvolvimento, de alguma forma, influencia a mudança na expressão sexual das flores, é provável que a posição desses frutos também influencie o número de flores hermafroditas. Para avaliar esta hipótese as inflorescências que produziram de 1 a 4 frutos foram separadas em dois grupos, de acordo com a posição dos frutos: os produzidos na base das inflorescências (a partir das primeiras flores) e os produzidos no ápice (a partir das flores subseqüentes). Os resultados desta análise estão expressos na Fig. 90 e mostram que quando os frutos são produzidos na base, o número de flores hermafroditas é maior do que quando produzidos no ápice das inflorescências.

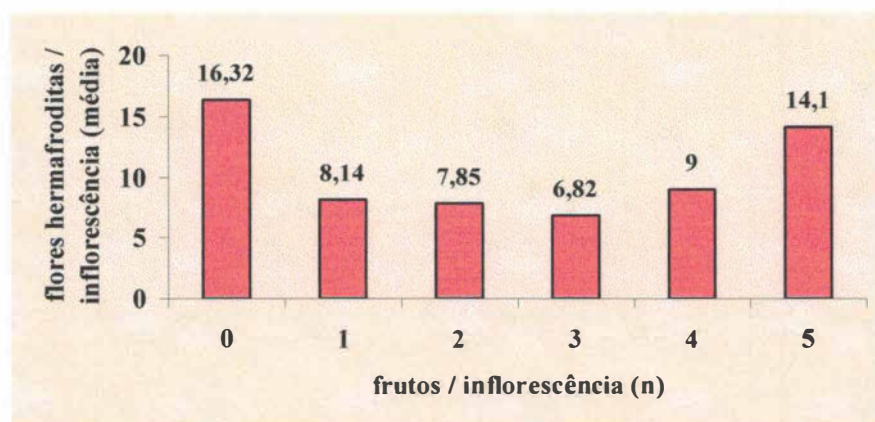


Fig.89: Distribuição do número médio de flores hermafroditas emitidas em inflorescências de *C. rosea* que produziram de 0 a 5 frutos.



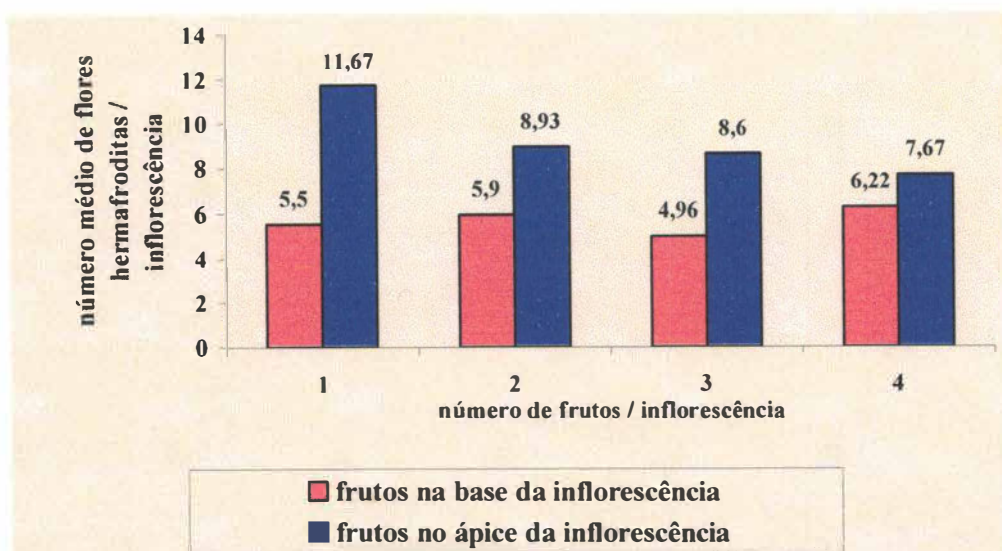


Fig. 90: Distribuição do número de flores hermafroditas emitidas nas inflorescências de *C. rosea*, em função do número e da posição dos frutos originados nas mesmas.

#### 9. Análise comparativa entre as plantas femininas (flores pistiladas) e as andro e trimonóicas (flores hermafroditas) de *C. rosea*, com relação ao sucesso reprodutivo

Ao longo deste trabalho, plantas femininas (flores pistiladas) e plantas andro e trimonóicas (flores hermafroditas) foram comparadas sob diversos aspectos relacionados com o sucesso reprodutivo, a saber: número de flores por planta, presença de odor, tamanho de estruturas florais, número de óvulos por flor, proporção Fr/FI, número de frutos por inflorescência, número de sementes viáveis por fruto, número de sementes abortadas por fruto, percentual de germinação de sementes. A título de síntese, os dados obtidos foram reunidos na Tab. XIII, a título de facilitar a comparação entre eles.

Tab. XIII: Análise comparativa entre as flores pistiladas (das plantas femininas) e flores hermafroditas (das plantas andromonóicas e trimonóicas), bem como das respectivas progênes, sob diversos aspectos relacionados ao sucesso reprodutivo. Em negrito encontram-se as médias, entre parênteses a variação observada e N é o tamanho da amostra.

Característica	Flor hermafrodita	Flor pistilada
Flores/planta (n)	<b>158,7</b> (46-369), N=10	<b>201,6</b> (91-426), N=3
Frutos/inflorescência (n)	<b>2,7</b> (0-9), N=65	<b>13,2</b> (2-32), N=13
Presença de odor	<b>Menos intenso</b>	<b>Mais intenso</b>
Óvulos/flor (n)	<b>283,1</b> <sup>(a) *</sup> (196-328), N=10	<b>203,88</b> <sup>(b)</sup> (154-248), N=10
Comprimento das pétalas	<b>1,38cm</b> <sup>(a)</sup> (1,1-1,6), N=22	<b>1,10cm</b> <sup>(b)</sup> (1,0-1,3), N=28
Largura das pétalas	<b>0,45cm</b> <sup>(a)</sup> (0,4-0,55), N=22	<b>0,38cm</b> <sup>(b)</sup> (0,3-0,4), N=28
Comprimento do gineceu	<b>2,38cm</b> <sup>(a)</sup> (1,7-3,0), N=24	<b>1,99cm</b> <sup>(b)</sup> (1,4-2,4), N=15
Sementes viáveis/fruto (n)	<b>159,66</b> <sup>(a)</sup> (27-252), N=10	<b>129,33</b> <sup>(a)</sup> (52-279), N=10
Sementes abortadas/fruto (n)	<b>91,17</b> <sup>(a)</sup> (19-178), N=10	<b>32,44</b> <sup>(b)</sup> (10-64), N=10
Proporção Fr/FI (campo)	<b>38,89%</b>	<b>40,17%</b>
Índice de germinação	<b>15,74%</b> <sup>(a)</sup> (N=1315)	<b>24,21%</b> <sup>(b)</sup> (N=1115)

\* Letras diferentes na mesma linha indicam valores significativamente diferentes.



Observa-se na tab. XIII que as flores pistiladas são menores que as hermafroditas, inclusive com menor número de óvulos. Entretanto, as flores pistiladas produzem um odor mais significativo, não sendo discriminadas pelos polinizadores, durante as visitas. O menor número de óvulos das flores pistiladas não corresponde a um menor número de sementes viáveis por fruto, uma vez que os frutos originados por estas flores têm uma taxa de aborto significativamente menor do que aqueles originados de flores hermafroditas. As plantas femininas sustentam um maior número de frutos já que em média há um maior número de flores pistiladas nas plantas femininas do que de flores hermafroditas nas plantas andro e trimonóicas. As sementes das plantas femininas também apresentam maior índice de germinação.

Algumas plantas originadas de sementes, cujas mães tinham sexualidade conhecida, foram acompanhadas ao longo de sua floração e tiveram a sexualidade de suas flores registrada. Embora esses resultados sejam preliminares e necessitem de ampliação da amostra, estão resumidos na Tab. XIV. Eles mostram que tanto as plantas com flores hermafroditas quanto as femininas segregam algumas plantas sexualmente diferentes das mães, sendo esta segregação maior nas plantas femininas.

Tab. XIV: Resultados acerca da sexualidade da progênie obtida a partir de frutos, polinizados naturalmente, originados de plantas femininas e de plantas andro ou trimonóicas

<div>Progênie</div> <div>Planta-mãe</div>	Andro ou trimonóica	Feminina
Andro ou Trimonóica	35	1
Feminina	3	9

## V- DISCUSSÃO E CONCLUSÕES

### 1- Biologia floral, polinização e fenologia de *Capparis lineata* e *C. flexuosa* nas restingas do município de Maricá, RJ.

Na restinga de Maricá *C. lineata* e *C. flexuosa* são polinizadas, principalmente, por esfingídeos. Suas flores compartilham características florais comuns no gênero, a saber: flores grandes, brancas, com muitos estames, ovário elevado por um ginóforo, antese iniciando-se no período da tarde e cessando no meio do dia seguinte e eliminação de odor adocicado (Eisikowitch *et al.*, 1986). Jacobs (1965) afirma que essas características, associadas à presença de néctar de difícil acesso e à falta de uma plataforma de pouso, dificultando o pouso dos insetos, especialmente à noite, tornam as espécies de *Capparis* aptas a serem polinizadas por esfingídeos, conforme tem sido repetidamente observado. Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger (1975), em estudo sobre a esfingofilia em plantas do Brasil, destacam *C. flexuosa* e incluem foto mostrando um esfingídeo não identificado visitando as flores.

De um modo geral, as flores polinizadas por esfingídeos são referidas como brancas ou amarelo-pálidas, tubulosas, com antese noturna, anteras versáteis, docemente perfumadas e apresentando néctar como principal recurso para essas mariposas (Faegri & Pijl, 1971; Grant, 1983; Kevan & Baker, 1983; Endress, 1994). Dois tipos de flores podem ocorrer: aquelas com estreitos tubos corolínicos terminados por lobos e aquelas do tipo “brush”, com corola reduzida e muitos estames exertos (Richards, 1986; Haber & Frankie, 1989; Endress, 1994). As espécies de *Capparis* aqui estudadas enquadram-se entre as flores esfingófilas do tipo “brush”, nas quais as pétalas são livres, não havendo, portanto, formação de uma corola tubulosa. No entanto, tanto em *C. flexuosa* quanto em *C. lineata*, o néctar é de difícil acesso, acumulando-se no interior de uma câmara nectarífera, que se encontra principalmente protegida pelo androceu.

Com relação à ecologia da polinização, destaca-se a diferença significativa entre as áreas de apresentação de pólen das duas espécies. O maior número de estames das flores de *C. flexuosa* e o arranjo dos mesmos, formando uma área hemisférica de apresentação de pólen, favorecem a transferência de pólen das flores para o corpo dos



polinizadores. Em *C. lineata*, a forma anelar da área de apresentação de pólen e a distância entre o anel periférico de pólen e o estigma central, provavelmente tornam a polinização menos eficiente. Nos dois casos, entretanto, a presença de hercogamia propicia que, durante as visitas, os estigmas sejam primeiramente tocados, havendo a deposição sobre eles do pólen trazido de outra flor, seguindo-se o contato com a área de apresentação do pólen. Tal fato favorece a polinização cruzada e a redução da interferência entre as funções de doação e recepção de pólen numa flor (Webb & Lloyd, 1986).

O levantamento do número de espécies esfingófilas presentes nos diversos ecossistemas mostram que os índices de esfingofilia são bastante variáveis. Segundo Ormond *et al.* (1993), cerca de 3,5% das espécies da restinga de Maricá analisadas quanto aos agentes polinizadores (N=228) são polinizadas por mariposas noturnas, incluindo esfingídeos. Este índice é pequeno quando comparado com os 10% de polinização esfingófila obtido por Haber & Frankie (1989), para floresta seca da Costa Rica. Bawa *et al.* (1985 a) também registram, em floresta tropical úmida (La Selva, Costa Rica), 8% de árvores polinizadas por esfingídeos (com flores brancas e com tubos longos e estreitos) e 7,9% polinizadas por outras mariposas noturnas (com flores menores do que as do primeiro grupo) (N=143). O índice obtido para a restinga, no entanto, é próximo do percentual de 2% de espécies polinizadas por esfingídeos, no cerrado (N=279) (Silberbauer-Gottsberger & Gottsberger, 1988).

Na restinga observa-se uma grande variação no tamanho e na forma das flores classificadas como esfingófilas estando presentes flores tubulosas com diferentes comprimentos e larguras de tubos, flores com ausência de tubos, flores do tipo “brush” grandes e isoladas ou pequenas e reunidas em inflorescências, flores com antese de uma noite, ou com longevidade de até 4 noites, como é o caso de *Tocoyena bullata* (Pinheiro *et al.*, 1994) e flores com diversos horários de abertura floral, utilizando-se de visitantes diurnos e noturnos (Ormond *et al.* 1993). Todas, entretanto, são brancas, produzem néctar e liberam forte odor adocicado e agradável. Esses dados mostram que não há um padrão floral que caracterize as flores esfingófilas da restinga. Haber & Frankie (1989), estudando uma comunidade de plantas polinizadas por esfingídeos de floresta seca da Costa Rica, também registram que algumas espécies esfingófilas não apresentam néctar, noutras faltam tubos florais, umas poucas não eliminam odor, enquanto outras são magenta ao invés de brancas; alertam que as flores esfingófilas desta floresta não podem ser caracterizadas por um conjunto sucinto de padrões. Vogel (1990) utiliza ilustrações de flores esfingófilas

para mostrar a supremacia de um padrão floral (esfingofilia) sobre construções e formas florais divergentes: *Capparis sola* J. F. Macbr. (Capparaceae- com flores do tipo “brush e corola actinomorfa), *Bauhinia terapotensis* Benth. ex J.F. Macbr. (Caesalpiniaceae- com flores do tipo “brush” e corola zigomorfa), *Michauxia campanuloides* (Camp.) L’Hér. (Campanulaceae- tubo floral formado pelos estames), *Platanthera bifolia* (L.) Rich. (Orquidaceae- flores dotadas de esporão) e *Cynium adonense* E. Mey. ex Benth. (Scrophulariaceae- flores estreito-tubulosas).

Destaca-se também como característica das flores polinizadas por lepidópteros de um modo geral, a grande distância entre os órgãos sexuais e o néctar, interpretada como um caráter para excluir visitas de abelhas ou para orientar na correta introdução da probóscide (Jacobs, 1965; Faegri & Pijl, 1971). De acordo com Faegri & Pijl (*l.c.*), as Capparaceae evoluíram de ancestrais epíginos, dialissépalos e dialipétalos, tornando impossível a aquisição de um tubo floral, de modo que o espaço entre a fonte de néctar e os órgãos sexuais estabeleceu-se através do alongamento dos filetes e o posicionamento do ovário no topo de um ginóforo ou androginóforo. Embora não seja nosso objetivo entender como se deu a evolução da morfologia floral em Capparaceae, ressalta-se que cinco síndromes de polinização estão representadas na família: melitofilia, psicofilia, esfingofilia, ornitofilia e quiropterofilia (Vogel, 1990).

Nas *Capparis* estudadas, os estames exercem um importante papel atrativo, aumentando os contornos florais e contribuindo na eliminação de odor que pode ser percebido à distância. Não foram, entretanto, identificadas glândulas de odor –osmóforos-, as quais são referidas como importantes guias à curta distância, em flores de muitas espécies. Tais resultados estão em consonância com as referências de outros autores acerca do comportamento dos esfingídeos. Mariposas noturnas são atraídas à longa distância pelo odor e à curta distância pelo reflexo e pelo contraste da cor branca das flores com o fundo escuro da folhagem (Kevan & Baker, 1983). Segundo Brantjes (1978), a turbulência do ar provocada pelo vôo pairado dos esfingídeos torna pouco provável a utilização de guias de odor para direcionar a probóscide para a fonte de néctar, sendo mais provável que esses animais direcionem a probóscide visualmente. O odor eliminado pelas flores esfingófilas parece exercer um forte efeito sobre os instintos desses animais, os quais respondem a ele, também, instintivamente (Faegri & Pijl, 1971). De acordo com Brantjes (*l.c.*), em grandes mariposas dos grupos dos Sphingidae e Noctuidae, o odor atua como um estímulo para ativar o comportamento de alimentação.



*Capparis lineata* apresenta flores praticamente isoladas e, num ramo, apenas uma encontra-se em antese. Já *C. flexuosa*, apresenta inflorescências com número variável de flores, mas, em geral, com várias em atividade ao mesmo tempo, tornando a planta, principalmente nos picos de floração, muito atrativa. Os ramos escandentes de *C. flexuosa* podem expor as inflorescências em partes bem destacadas da planta, acreditando-se que este seja, também, um fator favorecedor da maior atração que as flores desta espécie exercem sobre os polinizadores. As observações sobre a presença de escamas nos estigmas de *C. flexuosa* e de *C. lineata* corroboram a premissa de que as flores da primeira são mais visitadas do que as da última. Ressalta-se, no entanto, que para ambas as espécies o número de estigmas com escamas de lepidópteros noturnos mostra, também, que as flores são visitadas muito mais freqüentemente do que é indicado pelas observações diretas dos polinizadores. Cruden & Kinsman (1976) também utilizaram a presença de escamas de mariposas e de pólen nos estigmas de *Calliandra* spp. (Leguminosae – Mimosoideae) e de *Oenothera* spp. (Onagraceae), como um dos métodos para verificar se os limites altitudinais superiores de plantas polinizadas por mariposas estavam correlacionados com temperaturas que restringem a atividade dos polinizadores crepusculares. Nilsson (1988) analisou a presença de escamas de esfingídeos sobre os estigmas de *Aerangis ellisii* (B. S. Williams) Schltr. (Orchidaceae), em Madagascar, e mostrou que, se a fauna de mariposas é suficientemente bem conhecida, a análise das escamas de mariposas pode prover informações importantes nas relações de polinização, podendo ser particularmente útil nos casos em que as visitas ocorrem em baixa freqüência ou quando a observação direta é difícil. A diversidade de escamas observada nos estigmas de *C. flexuosa*, associada às observações de campo e à morfologia floral, levam-nos a concluir que a relação entre as flores de *C. flexuosa* e os esfingídeos é um pouco generalista, de modo que diversas espécies desses lepidópteros realizam visitas e podem efetuar a polinização. Segundo Herrera (1996), sistemas de polinização por esfingídeos geralmente envolvem diversas espécies de Sphingidae e casos de monofilia são raros (Nilsson, 1987, 1988). Também Haber & Frankie (1989), na Costa Rica, só observaram especificidade da polinização esfingófila nas flores com longos tubos florais, ao passo que naquelas com tubos curtos, as flores foram visitadas por esfingídeos de todos os tamanhos e comprimentos de língua.

Mesmo para *C. flexuosa*, as visitas observadas foram muito irregulares. A mesma irregularidade das visitas dos esfingídeos às flores de *Capparis* da restinga foi observada para as flores de *Luehea* spp. (Tiliaceae), da Província Guanacaste, Costa Rica,

uma vez que Haber & Frankie (1982) referem-se ao fato de que árvores individuais variaram no efeito atrativo para esfingídeos, com umas recebendo até 5 visitas/hora, enquanto outras, com número equivalente de flores, não receberam visitas durante os períodos de observação. Para *Luehea speciosa* Willd. os autores (*l.c.*) registraram apenas uma visita, em aproximadamente 20 horas de observação, em 15 plantas diferentes, enquanto que, para *L. seemannii* Triana & Planch., nenhuma visita foi observada. Haber & Frankie (*l.c.*) sugerem que a baixa taxa de visitas poderia estar relacionada com o fato destas espécies florescerem no início da estação seca, período em que os esfingídeos são menos freqüentes na área. Haber & Frankie (1989) também referem-se à enorme variação do efeito atrativo das espécies esfingófilas sobre os esfingídeos, tendo assinalado que o pólen de várias espécies, dentre elas *Capparis indica* (L.) Fawc. & Rendle, nunca foi encontrado na língua dos esfingídeos coletados, ao passo que o pólen de *Luehea candida* (Moc. & Sessé ex DC.) Mart. foi encontrado em 43 espécies.

A maior atividade de floração das plantas esfingófilas da restinga ocorre durante a estação quente e chuvosa, embora ao longo de todo o ano existam espécies em flor. Frankie (1975) registrou um aumento desproporcional do número de plantas polinizadas por mariposas, na estação chuvosa, em floresta tropical seca e decídua e sugeriu que esse aumento poderia estar associado com uma abundância de alimento para as larvas de mariposa, na forma do aumento da folhagem, durante a chegada das chuvas. Haber & Frankie (1989) também observaram pico de floração das plantas esfingófilas na estação chuvosa, em floresta seca da Costa Rica. Paralelamente, os autores registraram pico de atividade dos esfingídeos, com maior abundância de coletas através de armadilhas luminosas, para essa mesma estação. Na restinga de Maricá, doze meses de capturas de insetos, com armadilhas luminosas, revelaram que as mariposas foram um pouco mais abundantes no período quente e úmido (outubro a fevereiro) do que nos demais meses do ano (Monteiro & Macedo, 2000). Este estudo mostra que a sazonalidade observada na atividade de floração das plantas esfingófilas da restinga de Maricá está diretamente relacionada com a sazonalidade do ciclo de vida dessas mariposas. Na Serra do Mar, a densidade de esfingídeos capturados com armadilha luminosa variou diretamente com a temperatura e inversamente com a velocidade do vento (Laroca & Mielke, 1975). Eisikowitch & Galil (1971) também registraram que os esfingídeos somente executam polinização efetiva das flores de *Pancratium maritimum* L.(Amaryllidaceae), na planície costeira de Israel, quando a velocidade do vento não excede 2 a 2,5m/s. Cabe ressaltar



que, na restinga, setembro, outubro e novembro são os meses que apresentam maiores velocidades médias de vento e são também os meses de floração de *C. lineata*. Tal fato pode ter contribuído para a dificuldade de observação dos esfingídeos nas flores desta espécie. Também cabe destacar que, na restinga de Maricá, a única espécie com floração breve e totalmente incluída na estação fria e seca é *Inga maritima*, cujas flores disponibilizam néctar ao longo do dia e à noite, atraindo polinizadores diurnos e noturnos (com. pess., Pinheiro). Koptur (1983) registra esse mesmo comportamento para *I. brenesii* Standl., *I. densiflora* Benth., *I. longispica* Standl. e *I. punctata* Willd., em Costa Rica, concluindo que a utilização de polinizadores diurnos e noturnos promove não só a redução da competição interespecífica, mas também o aumento das oportunidades de polinização para as espécies, sendo especialmente importante em certos períodos em que o número de polinizadores principais (por exemplo esfingídeos, que são escassos durante certos meses do ano) é pequeno.

*Capparis lineata* e *C. flexuosa* diferem com relação ao período e à estratégia de floração. Enquanto *C. lineata* apresenta um período restrito, de praticamente três meses de floração, que se enquadra na transição da estação fria e seca para a estação quente e chuvosa, *C. flexuosa* floresce ao longo de dez meses do ano, com episódios de floração que podem variar de planta para planta, mas que, considerando-se a população, abrangem as duas estações. A estratégia exibida por *C. flexuosa*, pode ser interpretada como uma “bet hedging strategy” (“ampliar o número de jogadas para ter mais chances de ganhar”) e confere diversas vantagens como: permite maior controle no investimento relativo em flores e frutos; o maior tempo disponível para cruzamentos aumenta a diversidade dos mesmos; um período extenso de floração permite menos risco de falha reprodutiva resultante de mau tempo ou falta de polinizadores (Bawa, 1983). Além disso, em *C. flexuosa*, a distribuição de plantas com muitas flores, ao longo de grande parte do período de floração, acarreta numa diminuição do número de indivíduos que participam da polinização, num determinado momento, com reflexos na qualidade das sementes produzidas (Kageyama & Pinã-Rodrigues, 1993). O florescimento assincrônico entre os indivíduos permite a oferta de alimentos durante um período mais longo, mantendo polinizadores na área de ocorrência da espécie, garantindo a eficiência da polinização (Piña-Rodrigues & Piratelli, 1993).

Por outro lado, para *C. flexuosa*, a maior sincronia de floração observada nos meses de dezembro e janeiro deve ter grande importância para a produção de frutos,

uma vez que os maiores valores de Fr/FI e de S/O foram obtidos a partir dessa floração. Acredita-se que a grande produção de flores, nesse período, exerça uma forte atração sobre os polinizadores, acarretando num intenso fluxo de pólen. Nossos resultados, entretanto, não demonstraram uma maior proporção de estigmas com escamas de mariposas neste período e, sim, em março. Em dezembro e janeiro, diversas espécies competem por esfingídeos na restinga, uma vez que todas as espécies encontram-se em flor, com exceção de *Inga maritima*, ao passo que, em março, *C. flexuosa* é a única espécie esfingófila em pico de floração. Já *C. lineata*, com menor número de indivíduos na restinga e produzindo relativamente uma menor quantidade de flores, deve exercer um menor poder de atração sobre esses insetos, com o agravante de florescer nos períodos mais competitivos por polinizadores. Essa espécie apresenta menor proporção de escamas sobre os estigmas e menor produção de frutos.

O processo de abertura floral em *C. lineata* é lento e inicia-se 24 horas antes da antese, com a deflexão das sépalas e a secreção de néctar pela porção dorsal dos nectários. A classificação dos nectários de *C. lineata*, quanto à sua localização e/ou função, merece ser discutida. Nectários extra-florais podem ser diferenciados de nectários florais, tanto pela sua posição quanto pela sua função. Caspary (1848, *apud* Elias, 1983) diferenciou-os com base na posição, chamando de “florais”, aqueles localizados em qualquer parte floral, e de “extra-florais”, aqueles situados em estruturas vegetativas. Delpinos (1875, *apud* Elias, *l.c.*) propôs um sistema de classificação para nectários baseado na função dos mesmos, de modo que os “florais” estariam envolvidos com a polinização, ao passo que os “extra-florais”, não. No caso de *C. lineata*, os nectários são, sem dúvida, “florais”, quanto à sua localização, pois estão inseridos no receptáculo, não havendo nectários em partes vegetativas da planta. No entanto, os nectários florais apresentam uma área secretora ventral, diretamente envolvida com a polinização e, portanto, funcionalmente “floral”, e uma área secretora dorsal, com função “extra-floral”, ativa apenas durante a fase de pré-antese (24 horas antes da abertura floral). O néctar produzido pelas áreas secretoras dorsais, funcionalmente extra-florais, dos nectários de *C. lineata*, é regularmente utilizado por formigas e vespa, o que, provavelmente confere algum grau de proteção contra predadores de botões florais. *Capparis flexuosa*, por sua vez, apresenta nectários florais e extra-florais bem diferenciados. Os extra-florais estão ativos nas axilas das folhas de ramos com inflorescências jovens e também são muito atrativos para formigas, vespa e *Trigona spinipes*. Entretanto, com o desenvolvimento das



inflorescências, eles tornam-se inativos e, a partir daí, ocorre com certa frequência a predação de botões.

Nas duas espécies estudadas, a secreção do néctar floral inicia-se antes da completa abertura da flor e do início do período de atividade da mesma. Cruden *et al.* (1983) afirmam que muitas flores polinizadas por esfingídeos começam a secretar néctar cerca de 2 a 4 horas antes da atividade dos polinizadores, a fim de que quantidades suficientes estejam disponíveis quando os polinizadores ficam ativos. Na restinga, beija-flores são observados visitando as flores semi-abertas de *Capparis* no final da tarde e, mais raramente, pela manhã. Estes pássaros, entretanto, não polinizam as flores, já que suas visitas, à tarde, ocorrem antes da deiscência das anteras e, pela manhã, não resultam em transferência de pólen, já que não tocam nos órgãos reprodutores, podendo ser caracterizados como pilhadores de néctar.

*Capparis flexuosa* e *C. lineata* apresentam néctar floral com concentrações médias de açúcares muito próximas (média de 19,5% em *C. lineata* e de 21,9% em *C. flexuosa*). Diversos autores relacionam a concentração do néctar com o tipo de polinizador. Vogel (1983) registra para flores polinizadas por mariposas concentrações entre 8% e 18%; afirma, ainda, que esfingídeos, morcegos e pássaros utilizam-se de néctares bem mais diluídos, em comparação com abelhas e vespas. Wyatt (1983) refere-se à concentração média de 22,1% para flores esfingófilas. Cruden *et al.* (1983) registram concentrações entre 12,9% e 31,9% para o néctar de flores esfingófilas, no sudeste dos Estados Unidos e México. Haber & Frankie (1989) mostram valores entre 5% e 39% para as esfingófilas de floresta seca da Costa Rica. Ressalta-se que o valor de 39% refere-se às flores de *Capparis indica*. Para outras espécies de *Capparis*, Eisikowitch *et al.* (1986) registram concentrações entre 26,2% e 36,1%, sendo que as maiores concentrações referem-se ao néctar das flores de *C. ovata* Desf. var. *palaestina* e *C. spinosa* L. var. *aravensis*, as quais crescem em condições quentes e semi-áridas e são polinizadas por esfingídeos e por abelhas; os autores sugerem que a maior concentração do néctar nestas espécies exemplificaria uma posição de transição entre flores tipicamente esfingófilas e flores melitófilas.

Embora os esfingídeos sejam os principais polinizadores das duas espécies de *Capparis* da restinga, ambas são intensamente visitadas pela manhã. De um modo geral, os visitantes diurnos não polinizam as flores e podem ser caracterizados como pilhadores de néctar e/ou de pólen. Durante a manhã, as flores de *C. lineata* e de *C.*

*flexuosa* (na estação com temperaturas mais amenas) encontram-se, ainda, com néctar e pólen disponíveis. Haber & Frankie (1989) afirmam que os vôos forrageiros dos esfingídeos não são capazes de remover todo o néctar floral disponível e, assim, o néctar acumulado nas flores esfingófilas, durante a noite, é altamente atrativo para uma grande variedade de visitantes diurnos, como abelhas, vespas, borboletas e beija-flores. Parte das flores esfingófilas de *Oenothera hookeri* Torr. & A. Gray (Onagraceae) é polinizada pela manhã por *Xylocopa* e *Apis* e, segundo Gregory (1963), a importância destas abelhas como polinizadoras, durante a manhã, depende do número de flores não polinizadas pelas mariposas durante a noite anterior. Na restinga, pelo menos *Xylocopa ordinaria* pode ser considerada um polinizador ineficiente e ocasional das flores de *C. flexuosa* e de *C. lineata*, já que foram obtidos frutos, no campo, resultantes da transferência de pólen por esta abelha. Eisikowitch *et al.* (1986) observaram, em Israel, que as flores de *Capparis* são polinizadas por mariposas (Sphingidae) e por grandes abelhas (Hymenoptera), embora sejam visitadas por diversos insetos, a maioria deles com baixa eficiência de polinização. Dafni *et al.* (1987) afirmam que, em Israel, os esfingídeos são migratórios e suas populações flutuam de ano para ano, de modo que não é surpreendente encontrar-se um desvio da polinização esfingófila, menos predizível, para uma polinização melitófila, mais consistente, de modo que *C. spinosa* L. é predominantemente polinizada por abelhas em Israel. Cabe, entretanto, ressaltar que *Bombus* sp. e *Xylocopa* sp. são citados como polinizadores de duas espécies de *Capparis* de floresta tropical (Ruiz Zapata & Arroyo, 1978) e que Fuks (1990) registra visitas do morcego *Artibeus lituratus lituratus* às flores de *C. flexuosa*, em Pedra de Guaratiba, RJ.

Conclui-se que, na restinga, nas espécies estudadas, a polinização das flores é dependente da visita dos esfingídeos, pelas seguintes evidências: a concentração do néctar é compatível com os registros de polinização esfingófila; estão presentes escamas de lepidópteros noturnos sobre os estigmas; as observações sobre o comportamento intrafloral dos visitantes diurnos mostram que, dificilmente, eles tocam os órgãos reprodutivos das flores; verifica-se um baixo índice de formação de frutos em flores polinizadas por visitantes diurnos, sendo que em *C. flexuosa* eles apresentam baixa quantidade de sementes; nos meses mais quentes, as flores de *C. flexuosa* não estão sequer disponíveis para os visitantes diurnos.



## 2- Biologia da reprodução de *Capparis lineata* e *C. flexuosa*, nas restingas do município de Maricá, RJ.

O estudo do sistema de reprodução de *C. lineata* e de *C. flexuosa*, na restinga, revelou que ambas as espécies não produzem frutos por apomixia, embora Frankel & Galun (1977) refiram-se a espécies de *Capparis* utilizadas na agricultura como apomíticas, nas quais não é necessária a estimulação da polinização para o desenvolvimento do endosperma. Também não foram obtidos frutos por autogamia espontânea, o que corresponde a um resultado esperado, visto que as flores exibem hercogamia. Resultados divergentes foram obtidos em floresta secundária decídua da Venezuela, onde verificou-se um sucesso de 3,72% e 4,20%, nos mesmos experimentos, aplicados, respectivamente, para *C. flexuosa* e *C. verrucosa* Jacq.; para as duas espécies, os frutos obtidos continham número muito baixo de sementes (Ruiz Zapata & Arroyo, 1978).

Os testes de autopolinização induzida, aplicados para *C. lineata*, não redundaram em frutos ( $I_{Ac}=0$ ), mas obteve-se sucesso de 2,3% nestes mesmos testes, aplicados para *C. flexuosa* ( $I_{Ac}=0,031$ ). Conclui-se que as duas espécies estudadas são auto-incompatíveis, uma vez que apresentam  $I_{Ac}(s)$  inferiores a 0,75 (Lloyd & Shoen, 1992). Novamente aqui, os resultados disponíveis na bibliografia parecem variáveis e incongruentes para o gênero. *Capparis verrucosa* apresentou 3,0% de produção de frutos a partir de autopolinizações manuais, em floresta tropical decídua do México (Bullock, 1985) e 14%, em floresta tropical decídua secundária da Venezuela (Ruiz Zapata & Arroyo, 1978). Nos dois casos acima referidos, *C. verrucosa* foi considerada auto-incompatível. Já *C. flexuosa*, na Venezuela, produziu 10,5% de frutos a partir de autopolinizações manuais e foi considerada “moderadamente autocompatível” (Ruiz Zapata & Arroyo, 1978). Estes autores (*l.c.*) determinaram o sistema de incompatibilidade através do índice de auto-incompatibilidade (ISI), calculado pela divisão entre o número médio de sementes por flor autopolinizada manualmente e o número médio de sementes por flor submetida à polinização cruzada, sendo auto-incompatíveis espécies com ISI(s) maiores ou iguais a 0,2 (ISI de *C. flexuosa*=0,37). Com base nos dados apresentados por Ruiz Zapata & Arroyo (*l.c.*) e aplicando-se a eles o cálculo do  $I_{Ac}$  (Lloyd & Shoen, *l.c.*), aqui empregado, *C. flexuosa* seria considerada auto-incompatível. Desse modo, os resultados incongruentes para o sistema de incompatibilidade de *C. flexuosa* são devidos

ao método utilizado para o cálculo da taxa de incompatibilidade e não a diferenças no sistema de reprodução da espécie.

Conclui-se que, apesar de auto-incompatível, *C. flexuosa* pode produzir alguns frutos e/ou sementes a partir de autopolinizações ou de polinizações cruzadas intra-planta e, nesse aspecto, nossos resultados corroboram os de Ruiz Zapata & Arroyo (1978). Resultados de polinização manual realizados em flores de *C. retusa* Griseb. indicam que a espécie é auto-incompatível, embora apresentando algum relaxamento no mecanismo de auto-incompatibilidade (5 das 13 árvores estudadas produziram alguns frutos por autofertilização, numa proporção que variou de 4,4% a 25%), indicando alguma variabilidade na habilidade de se autofertilizar, entre os indivíduos da população (Bianchi & Gibbs, 2000). Bawa (1974) afirma que a autocompatibilidade e a auto-incompatibilidade são extremos de uma ampla faixa de variação nos sistemas de cruzamento e muitas espécies encontram-se em algum ponto entre esses dois extremos, tendo, inclusive, observado na Costa Rica diversas espécies auto-incompatíveis nas quais um ou dois indivíduos produziram frutos a partir de flores autopolinizadas manualmente. De acordo com Stephenson *et al.* (2000), embora muitos botânicos tenham a tendência de pensar nos sistemas de auto-incompatibilidade como um fenômeno qualitativo (espécies apresentam ou não), estudos recentes mostram que, na verdade, esses sistemas são fenômenos quantitativos e fenotipicamente plásticos e a expressão dos mesmos pode variar com: a) a ação de alelos S específicos (alelos fortes e fracos); b) a expressão de genes modificadores; c) a composição do conjunto de pólen sobre o estigma; d) condições ambientais como a temperatura.

Cabe destacar que há registros de auto-incompatibilidade de ação tardia para duas espécies de *Capparis*: *C. pittieri* Standl. (Bawa *et al.*, 1985b) e *C. retusa* (Bianchi & Gibbs, 2000). O discreto aumento observado no tamanho do ovário das flores autopolinizadas de *C. lineata*, antes da queda dos mesmos, aliado ao fato de termos observado emissão de tubos polínicos, pelo menos no estigma, de flores autopolinizadas manualmente (observação pessoal), sugerem que estudos visando identificar o local de inibição de crescimento destes tubos polínicos são necessários. Segundo Gibbs & Bianchi (1999), os casos registrados de auto-incompatibilidade de ação tardia tendem a estar concentrados em certas famílias, entre as quais inclui-se *Capparaceae*.

*C. flexuosa* e *C. lineata* apresentam diferenças marcantes quanto à produtividade de frutos, apesar das similaridades em diversos aspectos da biologia floral e



da polinização. Neste trabalho, avaliou-se a fertilidade feminina através do cálculo da razão Fr/FI (Sutherland & Delph, 1984) e da razão S/O (Wiens, 1984). Estes valores variam de 0 a 1, sendo 1 o valor máximo, potencial, para a produção de frutos e de sementes de uma dada espécie.

Os valores de S/O obtidos para *C. lineata* (0,25) e para *C. flexuosa* (0,13 a 0,23) condizem com o valor S/O médio de 0,33, registrado para as espécies perenes lenhosas das Floras de Rocky Mountains e Mojave Desert, EUA, estudadas por Wiens, (1984). Este autor (*l.c.*) afirma ainda que, entre as perenes lenhosas, as alógamas, caso de *C. lineata* e de *C. flexuosa*, apresentam valores menores do que as autógamas.

O valor Fr/FI obtido para *C. lineata* foi muito baixo (0,069) e, para *C. flexuosa*, foi muito superior, mas variável ao longo do período de floração, com valor mínimo em agosto (0,19) e máximo em março (0,45). Cabe salientar que a diferença na produtividade de frutos, entre as duas espécies estudadas, aqui expressas através dos valores Fr/FI, pode ser facilmente observada nas populações naturais e, certamente, está relacionada a diferenças nos padrões de distribuição e frequência dos indivíduos nas populações, nos padrões fenológicos observados e na dispersão de sementes das duas espécies, na área de estudos. *Capparis flexuosa* está amplamente distribuída, podendo-se observar indivíduos até na zona da praia. No segundo cordão arenoso, são inúmeras as plantas, as quais apresentam floração muito conspicua, em diversos episódios, ao longo de grande parte do ano. O desenvolvimento dos frutos na inflorescência é simultâneo, especialmente nos picos de frutificação, resultando numa acentuada sincronia na deiscência dos mesmos. Nessa ocasião, os frutos exibem um forte contraste de cor entre o endocarpo cor-de-rosa e o arilo oleaginoso e branco das sementes, tornando as plantas altamente atrativas. As sementes, provavelmente, são dispersas por zoocoria. Pinheiro (comunicação pessoal) observou pássaro bicando os frutos de *C. flexuosa*, em Itaipuaçu. Gentry (1982) registrou dispersão por mamíferos para *C. hastata* Jacq. e para *C. odoratissima* Jacq., em floresta tropical seca da Venezuela e por pássaros para *C. ecuadorica* H. H. Iltis, em floresta tropical úmida do Equador. Na Venezuela, *C. hastata* frequentemente cresce junto com *C. flexuosa* e é confundida com a mesma (Ruiz Zapata & Iltis, 1998); ambas apresentam frutos deiscentes com polpa avermelhada e sementes envolvidas por arilo branco (Dugand, 1968). Jacobs (1965) também refere-se à dispersão por pássaros para *C. micracantha* DC. e por morcegos para *C. lucida* (Banks ex DC.) Benth.. O período de maior liberação de frutos no mês de março decorre do fato de que,

neste mês, estão amadurecendo os frutos de *C. flexuosa* produzidos a partir da floração de dezembro e janeiro, que caracteriza-se pelo maior número de plantas em flor e pela maior sincronia do evento nas populações, em comparação com outros meses do ano. Augspurger (1980) também constatou para *Hybanthus prunifolius* (Humb. & Bonpl. ex Roem. & Schult.) Schulze-Menz (Violaceae) que, em Barro Colorado, Panamá, indivíduos que floresceram sincronizados produziram mais frutos do que aqueles com florescimento isolado. *Capparis lineata*, por sua vez, apresenta uma distribuição mais restrita, com baixa frequência de indivíduos. Os frutos, grandes e pesados, ficam, na maioria das vezes, ocultos sob as moitas, podendo, muitas vezes, passarem despercebidos. Além disso, são verdes, pouco atrativos, revestidos por indumento de pêlos estrelados, sugerindo uma dispersão autocórica. No solo, abaixo das moitas com ramos de *C. lineata*, forma-se um banco de plântulas, fato que favorece o crescimento de plantas aparentadas próximas umas das outras, o que pode inviabilizar o fluxo de pólen entre plantas proximamente distribuídas, em função do sistema de incompatibilidade da espécie. Apesar de termos observado algumas evidências de dispersão zoocórica para *C. lineata*, possivelmente um roedor, acredita-se que estudos sobre a dispersão de sementes nesta espécie devam ser implementados em áreas preservadas, uma vez que na área estudada predomina a autocoria, talvez em função da escassez do agente dispersor.

Ainda que *C. flexuosa* produza muito mais frutos do que *C. lineata*, nas duas espécies o número de flores produzidas é maior do que o número de frutos formados. Em geral, entre as plantas com flores, as hermafroditas alógamas têm baixa produção de frutos (Stephenson, 1981; Stephenson & Bertin, 1983; Sutherland & Delph, 1984 e Sutherland, 1987).

Dados sobre razões Fr/FI foram revisados e incluíram registros para 447 espécies: anuais apresentam os maiores valores médios (0,71), seguidas das perenes herbáceas (0,65) e perenes lenhosas (0,29); os valores são mais baixos para espécies auto-incompatíveis do que para as autocompatíveis; hermafroditas apresentam razão Fr/FI média de 0,42, ao passo que para hermafroditas auto-incompatíveis a razão cai para 0,22; entre as monóicas e dióicas a razão alcança em média 0,62 (Sutherland & Delph, 1984 e Sutherland, 1986).

Com relação à *C. flexuosa*, considera-se que os valores obtidos para razão Fr/FI sejam compatíveis com as médias registradas por Sutherland & Delph (*l.c.*) e Sutherland (*l.c.*). Ruiz Zapata & Arroyo (1978), entretanto, encontraram valor Fr/FI de



0,048 para *C. flexuosa*, em floresta tropical decídua secundária da Venezuela. Tal resultado difere muito dos obtidos para a mesma espécie, na restinga. Na área estudada por Ruiz Zapata & Arroyo (1978), havia 374,9 indivíduos de *C. flexuosa* por hectare, dos quais apenas 19,9 indivíduos tinham idade reprodutiva (5,79% da população). Os padrões de frequência e de distribuição de plantas em fase reprodutiva, descritos para as populações de *C. flexuosa* na Venezuela, são muito diferentes daqueles anteriormente descritos para *C. flexuosa* na restinga e devem estar relacionados com a diferença na produtividade de frutos nas duas áreas. O baixo número de indivíduos adultos pode ser um dos fatores responsáveis pela baixa produtividade de frutos encontrada na Venezuela. Cabe lembrar que, na restinga, a produtividade de frutos de *C. flexuosa* passa de 0,45 para 0,19, à medida que o número de plantas em flor diminui. Ao mesmo tempo, o grande número de indivíduos jovens atesta que a população está crescendo em abundância à medida que a comunidade amadurece (Ruiz Zapata & Arroyo, *l.c.*). Tal fato demonstra que tanto na Venezuela, como na restinga, *C. flexuosa* apresenta grande capacidade de dispersar-se e de ocupar variados ambientes, com grande densidade de população. A espécie apresenta alta taxa de germinação e muitas plântulas são observadas, embora acredite-se que muitas delas não cheguem a atingir a maturidade, especialmente na restinga, onde as condições do solo são pouco propícias. Cabe acrescentar que, apesar das sementes de *C. flexuosa* terem um alto poder de germinação quando recém liberadas, perdem rapidamente a viabilidade se sofrerem desidratação, sendo consideradas recalcitrantes por Pereira & Lucas (1992). Estes autores (*l.c.*) registraram que as temperaturas mais elevadas (ótimo a 40 °C) aceleram a germinação das sementes de *C. flexuosa* e que elas germinam tanto na luz, quanto no escuro. Assim, umidade e calor seriam os fatores mais importantes para propiciar a germinação e o estabelecimento de novos indivíduos na população. Embora o clima da restinga seja razoavelmente úmido, a perda de sementes liberadas em dias ou períodos secos poderia limitar drasticamente a sobrevivência das mesmas, principalmente se levarmos em conta que, nos meses mais úmidos, as plantas estão de um modo geral emitindo flores. Sem dúvida, as chances de germinação das sementes de *C. flexuosa* na restinga são muito aumentadas quando elas são transportadas pelas formigas para o ambiente mais favorável de seus ninhos, especialmente nos períodos de estiagem. O arilo gorduroso que envolve as sementes, ao mesmo tempo que protege contra uma dessecação imediata, também é responsável pela atração das formigas. A maioria das sementes que dependem de formigas para alguma fase de sua dispersão sustentam um apêndice rico em

óleo na porção externa da unidade de dispersão (Willson, 1983). O valor da dispersão por formigas consiste, não na distância que as sementes são transportadas, mas na redução do risco de predação e na qualidade do micro-ambiente no qual as sementes são depositadas (Willson, 1983). Smith *et al.* (1986) observaram que as sementes de *Jeffersonia diphylla* (L.) Pers. (Berberidaceae) que não são removidas por formigas no dia da liberação são predadas por roedores, principalmente nas populações com muitas plantas, onde as taxas de remoção são menores. No entanto, Higashi *et al.* (1989) concluíram que em *Trillium tschonoskii* Maxim. (Liliaceae), a principal vantagem na dispersão das sementes por formigas está em reduzir a mortalidade das plântulas, por reduzir a competição entre as mesmas.

Por outro lado, com relação à *C. lineata*, os valores obtidos para a produção de frutos são muito menores do que as médias registradas para todas as categorias discriminadas por Sutherland & Delph (1984) e Sutherland (1986). Jacobs (1965) observou que nas espécies de *Capparis* do sudeste da Ásia, Malásia, Austrália e Pacífico, a produção de frutos é sempre parcial e que o tamanho dos frutos varia com o número de sementes neles contidas, tal como observamos para as espécies da restinga. Outras plantas podem apresentar baixos valores de Fr/FI, como os de *C. lineata*. Udovic & Aker (1981) observaram para *Yucca whipplei* Torr. (Agavaceae) uma proporção de flores maturando frutos menor do que 10%. Horvitz & Schemske (1988) registraram que 20,2% das flores de *Calathea ovandensis* Matuda (Maranthaceae) iniciam frutos, mas apenas 7,4% alcançam a maturidade. *Spondias mombin* L. produz 1% de frutos em condições naturais (Bawa, 1974). A baixa produtividade de frutos é uma característica expressiva em muitas Asclepiadaceae (Willson & Price, 1977; Stephenson, 1981) e em muitas Bignoniaceae (Bawa, 1974; Ruiz Zapata & Arroyo, 1978; Stephenson, 1979, 1980, 1981, entre outros).

Muitas hipóteses foram formuladas e discutidas para justificar o padrão de baixa produtividade de frutos em plantas hermafroditas xenogâmicas (Willson & Schemske, 1980; Stephenson, 1981; Sutherland & Delph, 1984; Bawa & Webb, 1984; Sutherland, 1987 e Charlesworth, 1989), entre elas:

- 1- Limitação de pólen ou de polinizadores— ocorre quando a baixa produção de frutos está relacionada com o baixo sucesso da polinização, ou seja, falta de pólen ou de polinizadores (Schemske, 1980; Bertin, 1982 e Petersen *et al.*, 1982).



- 2- Disponibilidade de recursos maternos e aborto seletivo – se o sucesso da polinização é alto e muitos frutos são iniciados, a planta pode seletivamente abortar alguns frutos e maturar somente aqueles de melhor qualidade, seja em termos do número de óvulos fertilizados ou da constituição genética das sementes, adaptando, assim, o número de frutos em desenvolvimento à disponibilidade dos recursos maternos (Stephenson, 1981).
- 3- Atração de polinizadores – ocorre quando uma superprodução de flores provê um sinal maior para atrair polinizadores e/ou oferece maior quantidade de recompensa, garantindo que a taxa de visitação seja suficiente para uma polinização adequada (Willson & Price, 1977 e Stephenson, 1980).
- 4- Doação de pólen (fertilidade masculina) – plantas hermafroditas adquirem adaptação de duas maneiras: através da maturação de frutos (via feminina) e através da doação de pólen (via masculina). Flores que resultam em frutos maduros contribuem para o sucesso reprodutivo feminino e, potencialmente, para o sucesso reprodutivo masculino. Flores que não se desenvolvem em frutos podem, apenas, contribuir para o sucesso reprodutivo masculino. Se o ganho em sucesso masculino, através da produção de excesso de flores, é maior do que a perda de sucesso feminino, causada pela falta de recursos para maturar os frutos adicionais, então a produção de um número excessivo de flores será favorecido (Willson & Rathcke, 1974; Willson & Price, 1977; Bawa & Webb, 1984; Sutherland & Delph, 1984; Sutherland, 1987 e Horvitz & Schemske, 1988).

Os resultados aqui apresentados apontam algumas evidências que, associadas, sugerem que a baixa produtividade de frutos observada em *C. lineata* pode estar, pelo menos em parte, relacionada à limitação de polinizadores:

- 1- Os experimentos de polinização manual realizados em *C. lineata* mostraram que a polinização cruzada (xenogamia) aumenta, em muito, a probabilidade de uma flor produzir fruto, com número maior de sementes, em comparação com os valores obtidos na amostra-controle (polinização natural). Assim, nos testes de xenogamia, utilizando-se alta carga de pólen, o sucesso na produção de frutos aumentou de 6,9% para 37,5% e o número médio de sementes por fruto aumentou de 27,6 para 51,5. Tal resultado parece evidenciar que o suprimento de pólen é um fator limitante na produção de frutos

e de sementes em *C. lineata*. No entanto, flores manualmente polinizadas têm, em geral, uma maior probabilidade de iniciar e desenvolver frutos do que outras flores da população polinizadas naturalmente e tais fatos não provam necessariamente que a produção de frutos esteja limitada apenas pela polinização (Stephenson, 1981). Como nossos experimentos não envolveram a polinização manual em plantas inteiras ou em inflorescências inteiras, fica impossível avaliar se a produção de frutos e sementes por flores manualmente polinizadas desviou recursos que seriam utilizados para produzir frutos e sementes de flores naturalmente polinizadas.

- 2- As observações de visitas de esfingídeos às flores de *C. lineata* foram raras, embora tenha havido um enorme esforço de observação. Além disso, na maioria das amostras de estigmas, tomadas ao longo da floração, mais de 50% dos estigmas não continham escamas de lepidópteros, e, portanto, não foram visitadas. Tais observações indicam que o número de visitas efetivas e o movimento inter-populacional dos polinizadores não estão garantindo um número ideal de polinizações compatíveis. Willson & Schemske (1980) comprovaram experimentalmente que a produtividade de frutos em *Asimina triloba* (L.) Dunal (Annonaceae) era, em parte, limitada pela polinização e incluíram entre as evidências desta conclusão o fato dos visitantes florais serem pouco freqüentes na área de estudos.
- 3- Pelo menos em três plantas de pequeno porte utilizadas para aplicação de testes experimentais de xenogamia, os únicos frutos produzidos pelas plantas foram aqueles polinizados manualmente (N=3, 1 e 1, respectivamente). Nestas plantas, não houve aborto de frutos jovens. Comparativamente, nas plantas mais ramificadas e produtivas, frutos jovens abortados são freqüentemente observados. Ainda que estes resultados possam ser explicados pela limitação de recursos maternos para desenvolver e maturar frutos, nas plantas de menor porte, eles também podem sugerir que a iniciação de frutos em *C. lineata* esteja limitada pela polinização inadequada. Plantas de menor porte, isoladas, com ramos dispostos próximos ao solo, podem ser menos atrativas para os polinizadores. Essa explicação também foi sugerida por Lawrence (1993), quando observou que a suplementação de pólen em plantas de *Physalis longifolia* Nutt. (Solanaceae) menos desenvolvidas, com menos flores e exercendo atração reduzida para os polinizadores, produziu um efetivo aumento na produção de frutos e sementes, quando comparadas com plantas pequenas do grupo controle.



Por outro lado, alguns aspectos observados na produção de frutos em *C. lineata* mostram que a limitação da polinização não é o único fator atuante na baixa fertilidade observada para a espécie em estudo. Seguem evidências de que a limitação dos recursos maternos também está envolvida:

- 1- Nas plantas mais produtivas, onde realizou-se grande parte dos testes de polinização manual, uma grande fração dos frutos que iniciaram o seu desenvolvimento abortaram, mesmo tendo-se depositado um bom suprimento de pólen compatível sobre o estigma.
- 2- Mesmo nas flores manualmente polinizadas, com pólen suficiente para fertilizar todos os óvulos, os frutos produzidos continham apenas uma fração do número potencial de sementes. No caso de *C. lineata*, polinizações manuais com baixa carga de pólen produziram menos frutos, mas, aqueles que se desenvolveram continham o mesmo número de sementes dos frutos obtidos nas polinizações manuais com alta carga de pólen, o que sugere que há um limite no número de sementes por fruto, que independe da quantidade de pólen disponível no estigma. Como as polinizações foram feitas à noite e apenas houve a preocupação de depositar quantidades relativamente diferentes de pólen sobre os estigmas, acredita-se que entre as flores polinizadas com baixa carga de pólen algumas receberam pólen suficiente para fertilizar os óvulos necessários para a manutenção daquele fruto.
- 3- Os resultados obtidos para *C. lineata* também mostraram que os frutos iniciados a partir das primeiras flores de um ramo florífero terão menos chances de abortar do que aqueles que se iniciaram mais tarde, nos mesmos ramos. Udovic & Aker (1981) fizeram a mesma observação para *Yucca whipplei* Torr. (Agavaceae) e sugeriram que os frutos tardios teriam se iniciado depois que o número de frutos em desenvolvimento excedeu o número de frutos que a planta poderia suportar com os recursos disponíveis; neste caso, o aborto foi interpretado como um mecanismo regulador, reduzindo o número de frutos para um nível de recursos sustentável. Esta interpretação parece, também, pertinente para *C. lineata*, pelo menos para as plantas mais desenvolvidas, nas quais a produção de frutos iniciados e maduros é maior. Stephenson (1980) e Lee (1989) também registraram maior probabilidade de aborto nos frutos iniciados tardiamente em *Catalpa speciosa* Warder ex Engelm. (Bignoniaceae) e *Cassia nictitans* L. (Caesalpiniaceae), nessa ordem. Entretanto, em muitas espécies, a qualidade relativa dos frutos, seja em termos de constituição genética das sementes ou do número

de óvulos fertilizados, é que vai determinar o aborto deste ou daquele fruto (Lee & Bazzaz, 1982). Os dados obtidos sobre o número de sementes dos frutos abortados (16 a 63) e a grande variação no número de sementes viáveis contidas em frutos maduros originados de polinização natural (9 a 49) parecem sugerir que o número de sementes não seja um fator determinante do aborto de frutos em *C. lineata*. Entretanto, somente experimentos mais controlados poderão fornecer maiores esclarecimentos.

- 4- Nas populações de *C. lineata*, plantas mais desenvolvidas e mais ramificadas produzem maior número de frutos do que plantas jovens ou menos desenvolvidas e ramificadas. Udovic & Aker (1981) também relacionaram o maior porte das plantas de *Yucca whipplei* à maior produção de frutos e sugeriram que, se o aborto dos frutos é regulador, o número de frutos sustentados por uma planta tende a crescer à medida que a quantidade de recursos disponíveis para suportar os frutos em desenvolvimento aumenta.

Não é possível, apenas com os experimentos realizados, descartar as hipóteses de que a produção de flores que não redundam em frutos (excesso de flores), em *C. lineata*, esteja também relacionada com a intensificação do efeito atrativo sobre os polinizadores e com o aumento da doação de pólen, favorecendo o sucesso reprodutivo masculino. Nas duas espécies de *Capparis* estudadas, tanto o aumento das funções reprodutoras primárias masculinas (produção e doação de pólen), como as funções atrativas secundárias masculinas (intensificação visual e eliminação de odor) são favorecidas com a produção de um número excedente de flores. De acordo com Bertin (1982), se a atração é importante, principalmente pelo seu efeito na fertilidade masculina, é surpreendente que as plantas não produzam, freqüentemente, flores com a função única masculina e tornem-se andromonóicas. Foram observadas algumas flores de *C. lineata* com ginóforo reduzido e que, mesmo polinizadas manualmente, não redundaram em frutos. Bawa *et al.* (1985b) registraram andromonoicismo para *C. pittieri* e Jacobs (1965) também afirmou que em algumas espécies de *Capparis*, algumas flores apresentam ginóforo de poucos milímetros, com ovário vestigial. No entanto, presumivelmente, a perda total da função feminina das flores é, em geral, contra-selecionada, em função da incerteza do processo de polinização; a menos que cada flor tenha uma alta chance de ser fertilizada, será geralmente desvantajoso reduzir o número total de flores femininas potencialmente férteis (Bawa & Beach, 1981; Bertin, 1982). Assim, a estratégia de



produzir óvulos em todas as flores, com a possibilidade de abortar alguma fração de frutos, se uma grande proporção de frutos se iniciarem está bem representada nas Angiospermas (Stephenson, 1981). Em espécies cujos frutos são muito custosos, em termos de recursos, como é o caso de *C. lineata*, pode-se esperar uma baixa fertilidade feminina (Charlesworth, 1989; Ramirez, 1992). Para Charlesworth (*l.c.*), a baixa fertilidade feminina evoluiu em organismos de vida longa nos quais os custos da produção de sementes e frutos são altos, especialmente em alógamas, nas quais deve haver grande investimento para atrair polinizadores suficientes para competir, em termos de fertilidade masculina, com outros indivíduos da população.

### 3-Biologia floral e reprodutiva de *Cleome rosea*.

As flores de *C. rosea* são de cor rosa, têm antese diurna e são visitadas por abelhas e borboletas, sendo estas últimas os principais polinizadores da espécie. A cor das flores é variável entre as *Cleome*, com predomínio da cor branca nas espécies da Venezuela, onde algumas espécies com flores lilazes têm atividade floral noturna e são polinizadas por morcegos (Ruiz Zapata, 1994). Essa autora registrou, entre as 19 espécies estudadas, quatro grupos florais que correspondem a quatro síndromes de polinização: melitofilia (seis espécies), falenofilia - pequenas mariposas noturnas (quatro espécies), psicofilia - pequenos lepidópteros diurnos (uma espécie) e quiropterofilia (oito espécies). Machado *et al.* (2001) observaram visitas do morcego *Glossophaga soricina* e de esfingídeos às flores de *C. spinosa*, concluindo que apenas o primeiro promove a polinização.

O processo de abertura floral descrito para *C. rosea* assemelha-se muito ao descrito por Ruiz Zapata (1994) para *C. torticarpa* H. H. Iltis & T. Ruiz Zapata, principalmente no que se refere à lentidão do processo, que se inicia no dia anterior à antese. Ambas as espécies têm também semelhanças na atividade floral: antese diurna, apresentam mudanças na coloração à medida que as flores envelhecem e são polinizadas por lepidópteros diurnos. A longevidade floral de *C. rosea* é muito superior àquelas observadas para as *Cleome* da Venezuela. *Cleome torticarpa* apresentou a maior longevidade floral, entre as diurnas (cerca de 9 a 10 horas) e, entre as noturnas, a longevidade variou de 12 a 16 horas (Ruiz Zapata (*l.c.*)). As flores de *C. rosea*, no mínimo,

permanecem na planta por 26 horas. Flores de 24 horas mantêm-se atrativas, exercendo importante papel no “display” da planta à longa distância. O maior período de atividade floral observado nas flores pistiladas e hermafroditas de *C. rosea* favorece a captação de pólen pelos estigmas, promovendo uma maior competição dos gametófitos, o que, de um modo geral, favorece a seleção de progênie mais vigorosa (Shykoff, 1992).

Os grãos de pólen de *C. rosea* apresentam exina microequinada (Costa e Silva *et al.*, 1999). Esse mesmo padrão de ornamentação foi observado para outras espécies da seção *Tarenaya*, mas, de acordo com Ruiz Zapata & Xena de Enrech (1997), não há qualquer relação entre o padrão de ornamentação da exina e o tipo de polinização nas espécies de *Cleome*, tendo sido registradas para a referida seção espécies melitófilas, falenófilas, psicófilas e quiropterófilas.

Nas populações de *C. rosea* analisadas, tanto naturais como de cultivo, houve grande variação na sexualidade das flores emitidas pelos indivíduos, tendo-se registrado plantas exclusivamente femininas, plantas com flores estaminadas e hermafroditas e plantas que emitiram flores estaminadas, pistiladas e hermafroditas. Nos dois últimos casos, as flores hermafroditas são produzidas inicialmente, na base das inflorescências, sendo seguidas pelas estaminadas, as quais são quase sempre muito mais numerosas. A variabilidade sexual das flores nas espécies de *Cleome* é há muito conhecida. Stout (1923) registra, para *C. spinosa* Jacq., aparição alternada de flores masculinas, femininas e hermafroditas, num mesmo racemo e, conseqüentemente, a produção intermitente de frutos nas inflorescências. Ernst (1963) afirma que as “flores polígamas” (flores hermafroditas e masculinas) e a conseqüente produção intermitente de frutos é algo conspícuo nas inflorescências de espécies de *Cleome*, entre elas *C. spinosa* e *C. gynandra* L.; menciona ainda que, de acordo com Seng (1959, *apud* Ernst, 1963), 50% das flores de algumas plantas de *C. rutidosperma* DC. são estaminadas.

*Cleome rosea* parece ser particularmente variável quanto à sexualidade das flores ao longo das inflorescências e nas diferentes plantas das populações acompanhadas. Tal comentário refere-se não só à variabilidade sexual registrada inter e intra-planta, mas, principalmente, à presença de plantas femininas nas populações da restinga. O único registro, encontrado na bibliografia, sobre a presença de plantas femininas em populações naturais de espécies de *Cleome* foi feito por Farris (1987), para populações de *C. serrulata* Pursh da região central dos Estados Unidos, onde as plantas “variam entre completamente masculinas, hermafroditas e completamente femininas”. De um modo geral, nas descrições



taxonômicas, as espécies do gênero são descritas como hermafroditas, com referências de andromonoicismo (Gómez, 1953; Elffers *et al.*, 1964; Iltis & Ruiz-Zapata, 1997; Iltis, 1998; Ruiz-Zapata & Iltis, 1998; Costa e Silva, 2000). Monoicismo é registrado para algumas espécies de *Gynandropsis* e *Podandrogynne*, gêneros afins de *Cleome* (Woodson, 1948). Recentemente, após intensa pesquisa de campo, Ruiz Zapata (1994) classificou o sistema sexual das espécies de *Cleome* da Venezuela, tendo contabilizado quatro espécies hermafroditas (*C. aculeata* L., *C. guianensis* Aubl., *C. serrata* Jacq. e *C. stenophylla* Klotzsch ex Urb.), as quais apenas ocasionalmente, próximo do final da floração, apresentam algumas flores estaminadas; 11 espécies andromonóicas (*C. hassleriana* Chodat, *C. parviflora* Kunth, *C. pilosa* Benth., *C. rutidosperma* DC., *C. speciosa* Raf., *C. viscosa* L., *C. anomala* Kunth, *C. arborea* Kunth, *C. moritziana* Klotzsch ex Eichler, *C. stylosa* Eichler e *C. viridiflora* Schreb.), nas quais observaram-se flores hermafroditas e flores estaminadas com pistilódio, na mesma inflorescência; e quatro espécies trimonóicas (*C. gynandra*, *C. latifolia* Vahl. ex DC., *C. spinosa* e *C. torticarpa*), as quais emitiram três tipos de flores no mesmo indivíduo e na mesma inflorescência- estaminadas com pistilódio, hermafroditas e pistiladas com estaminódio.

A presença de plantas que produzem somente flores pistiladas, ao longo de toda a floração, registrada tanto nas populações naturais quanto nos canteiros de cultivo, caracteriza uma diclinia feminina (Richards, 1986) nas populações de *C. rosea* estudadas. No entanto, as descrições consultadas referem-se à espécie como hermafrodita (Eichler, 1865; Gómez, 1953; Carvalho, 1959), ou trimonóica, com flores hermafroditas e unissexuais na mesma inflorescência (Costa e Silva, 2000). Assim, ora registra-se um exemplo de esterilidade masculina que, aparentemente nas populações da restinga, parece ser um padrão regular do sistema sexual, num membro anual, herbáceo e autocompatível do gênero *Cleome*. Stevens & Richards (1985) também registraram duas populações de *Saxifraga granulata* L. (Saxifragaceae), espécie normalmente hermafrodita, em que 23% e 4% das plantas eram femininas e ocorriam juntas com plantas hermafroditas e alguns intermediários entre as condições hermafrodita e feminina. Horovitz & Galil (1972) registraram populações com 2 a 10% de plantas femininas em *Hirschfeldia incana* (L.) Lagr.-Fossat (Cruciferae), em vários ambientes perturbados, em Israel. Segundo esses autores (*l.c.*), a produção de formas masculino-estéreis é conhecida entre espécies de Cruciferae cultivadas e pode ser interpretada como um fator residual das populações selvagens.

A distribuição dos gametas masculinos e femininos entre as flores de uma planta e entre os indivíduos das populações de *C. rosea* sugerem para a espécie um sistema sexual onde plantas estritamente femininas ocorrem lado a lado com plantas hermafroditas que apresentam função feminina reduzida, já que um grande número de flores destas plantas são inteiramente masculinas. De acordo com Richards (1986) tais características sugerem um sistema sexual subdióico (do tipo sub-andróico) para as populações acompanhadas, principalmente se considerarmos que as plantas andromonóicas e trimonóicas, aqui descritas para *C. rosea*, formam um único grupo, que caracteriza-se pela emissão de flores hermafroditas, estaminadas e, esporadicamente, de flores pistiladas, estas numa proporção diminuta. Para Ross (1982), populações naturais que contêm regularmente indivíduos imperfeitamente diferenciados (de ambos ou de um sexo) em adição a indivíduos estritamente unissexuais são chamadas de subdióicas.

Entretanto, com base em diversos autores consultados (Arroyo & Raven, 1975; Ross, 1978; Atsatt & Rundel, 1982; Willson, 1983; Richards, 1986; Sun & Ganders, 1988; Sakai *et al.*, 1989; Delph, 1990; Shykoff, 1992), para uns, as populações de *C. rosea* aqui descritas poderiam ser classificadas como subdióicas, ao passo que para outros poderiam ser tratadas como ginodióicas (plantas exclusivamente femininas ao lado de plantas com flores hermafroditas), nas quais as plantas hermafroditas estão perdendo a fecundidade feminina e grande parte das flores apresenta gineceu abortado.

Tanto as espécies ginodióicas como as subdióicas são dimórficas e constituídas de plantas masculino-estéreis, que são chamadas femininas já que não produzem pólen, e de plantas poliníferas, as quais representam um contínuo de condições sexuais que variam do quase hermafrodita ao quase dióico, respectivamente. Nas subdióicas, a planta polinífera produz pólen e óvulos, mas, como obtém a maior parte de sua adaptabilidade através do pólen, são referidas como masculinas (Delph, 1990), conforme o convencionado por Lloyd (1972, 1974, 1976). Segundo Lloyd (1974), em muitas populações dióicas, as plantas não são estritamente unissexuais e, em muitas populações ginodióicas, a produção de sementes de uma planta polinífera pode variar continuamente desde uma quantidade aproximadamente igual à de uma planta feminina, até quantidades tão baixas, que aproximam-nas de uma dioícia. Ross (1982) enfatiza que existe um contínuo morfológico, fisiológico e evolutivo entre o hermafroditismo e a dioícia, de modo que algumas populações não podem ser facilmente colocadas em classes discretas.

Segundo Bawa & Beach (1981) e Ross (1978, 1982), a ginodioicia evolui para a dioicia pela gradativa perda da fertilidade feminina das plantas hermafroditas. Para Ross (1982), a subdioicia nas plantas com sementes parece ter evoluído, repetidamente, através de pelo menos cinco caminhos: (1) a partir do hermafroditismo, via ginodioicismo; (2) a partir do monoicismo; (3) a partir da distilia; (4) a partir do hermafroditismo, via andromonoicismo e androdioicismo e (5) diretamente do hermafroditismo. Estudos mais pormenorizados sobre a expressão sexual em espécies de *Cleome* e gêneros afins são necessários para auxiliar no esclarecimento dos eventos observados em *C. rosea*.

Neste trabalho, interpreta-se e passa-se a tratar *C. rosea* como espécie dimórfica, subdióica, com plantas femininas e plantas poliníferas, estas últimas incluindo as chamadas até aqui de andromonóicas e trimonóicas. Cabe ressaltar, entretanto, que, futuramente, maior importância poderá ser dada às plantas trimonóicas de *C. rosea*, já que há registros sobre a existência de indivíduos “anormais”, com tipos florais intermediários ou misturas de tipos florais, em muitas espécies consideradas ginodióicas (Horovitz & Galil, 1972; Philipp, 1980 e Koelewijnet *et al.*, 1996). Estes últimos autores ressaltam a importância genética e ecológica destes indivíduos e concluem que as expressões sexuais intermediárias, em *Plantago coronopus* L. (Plantaginaceae), constituem muito mais um padrão normal do que uma “anormalidade”, nas populações estudadas.

Nas condições de diclinia feminina (dióicas, ginodióicas e subdióicas), a progênie das plantas femininas é obrigatoriamente cruzada (Richards, 1986). Assim, todas as sementes produzidas pelas plantas femininas de *C. rosea* são resultantes de fertilização cruzada. O mesmo não pode ser afirmado para as demais plantas poliníferas de *C. rosea*, uma vez que as flores hermafroditas e pistiladas destas plantas podem originar frutos por autofertilização resultante de geitonogamia, já que *C. rosea* não apresenta sistemas de auto-incompatibilidade e, de um modo geral, estão simultaneamente disponíveis para visitas, flores hermafroditas e estaminadas, em inflorescências diferentes de um mesmo indivíduo.

Tanto na ginodioicia quanto na subdioicia, a presença de plantas femininas nas populações envolve o estabelecimento de “mutantes masculino estéreis” em populações de hermafroditas (Ross, 1978). De acordo com Lloyd (1975), Richards (1986) e Sun & Ganders (1988), a presença e a manutenção de plantas femininas em populações de hermafroditas são decorrentes de pressões seletivas favorecendo a fertilização cruzada, em plantas autocompatíveis. Sun & Ganders (*l.c.*), estudando 11 espécies de *Bidens*



(Asteraceae), com várias expressões sexuais entre hermafroditismo e ginodioicia, mostraram que a eficiência da ginodioicia, como um mecanismo para favorecer a fertilização cruzada, depende da taxa de cruzamento das hermafroditas, da frequência de plantas femininas nas populações e da estrutura genética das mesmas. Segundo Willson (1983) e Richards (1986), a presença de plantas femininas nas populações é favorecida quando estas plantas são mães mais adaptadas do que as plantas políníferas, seja por produzirem mais sementes (Arroyo & Raven, 1975; Philipp, 1980), ou por produzirem sementes de melhor qualidade, originando uma progênie mais viável (Stevens & Richards, 1985; Sakai *et al.*, 1989; Shykoff, 1992). Algumas considerações acerca da “performance” reprodutiva das plantas femininas e políníferas de *C. rosea*, nas populações da restinga, podem ser feitas. Se por um lado as flores pistiladas são menores do que as flores hermafroditas e, por esse motivo, podem ser consideradas menos atrativas, a presença de odor mais intenso pode ser importante e compensar o tamanho no que se refere ao efeito atrativo. De um modo geral, em espécies ginodióicas, as flores pistiladas são menores do que as hermafroditas. Delph (1996) relacionou 131 espécies ginodióicas, em 30 famílias, concluindo que 98% delas exibem flores hermafroditas maiores do que as pistiladas. O menor comprimento do gineceu e o menor número de óvulos das flores pistiladas de *C. rosea* não comprometem o número total médio de sementes viáveis por fruto já que, estatisticamente, não há diferença significativa entre o número de sementes viáveis originados dos dois tipos de flores. Embora as proporções Fr/FI das flores pistiladas (plantas femininas) sejam, no campo, similares às das flores hermafroditas (plantas políníferas), as plantas femininas podem sustentar um maior número de frutos, já que, em média, há maior número de flores pistiladas nas plantas femininas do que de flores hermafroditas nas plantas políníferas. De fato, as observações em populações naturais mostraram que inflorescências de plantas femininas sustentam uma média de 13,2 frutos, ao passo que as inflorescências das plantas políníferas apenas 2,7. Tais observações permitem concluir que a produção de sementes é maior nas plantas femininas e que a presença de maior número de plantas femininas nas populações favorece o aumento na produção de sementes. Cabe lembrar, entretanto, que a proliferação das plantas femininas fica limitada pela das plantas políníferas, já que a diminuição destas últimas reduz a quantidade de pólen disponível nas populações e, conseqüentemente, também reduz a produção de sementes pelas plantas femininas.

Outra hipótese aqui investigada para justificar a manutenção das plantas femininas, nas populações de *C. rosea* da restinga, foi a superioridade da progênie destas plantas. Os resultados aqui encontrados mostraram que, nas sementes produzidas pelas plantas femininas, há um menor índice de aborto e uma maior taxa de germinação, embora nada se saiba sobre os índices de sobrevivência e de fertilidade desta progênie. Dois fatores podem ser responsáveis por isto: 1) plantas femininas podem realocar recursos poupados na produção de pólen, para as sementes; 2) plantas femininas produzem progênie mais bem adaptada e vigorosa (mais heterótica), em função da fertilização cruzada obrigatória nestas plantas. Uma terceira hipótese seria a ocorrência de “inbreeding depression” na progênie originada por geitonogamia, nas plantas poliníferas. No entanto, tal experimento não foi implementado neste trabalho, estando previsto para a continuidade dos estudos.

A esterilidade masculina pode ser devida a um gene dominante, a um gene recessivo ou pode ser resultado de herança citoplasmática (Lewis, 1941; Lloyd, 1974, 1975). Neste último caso, a progênie das plantas femininas será sempre composta de femininas, enquanto que a das hermafroditas será sempre de hermafroditas (Lewis, *l.c.*; Lloyd, 1975). Embora novos experimentos de cruzamento experimental e acompanhamento da expressão sexual da progênie das plantas de *C. rosea* sejam ainda claramente necessários, os resultados preliminares aqui obtidos indicam que há segregação tanto na progênie das plantas femininas quanto na das poliníferas, descartando-se uma herança exclusivamente citoplasmática para a esterilidade masculina em *C. rosea*. Embora fatores citoplasmáticos tenham sido freqüentemente implicados na herança da esterilidade masculina, numerosas exceções para progênies estritamente não segregadas sugerem que uma herança citoplasmática/nuclear é a mais provável explicação para a herança da esterilidade masculina, na maior parte das espécies estudadas (Ross, 1978).

Todas as plantas poliníferas, acompanhadas nos canteiros de cultivo, apresentaram maior proporção de flores estaminadas do que de hermafroditas. Nas andromonóicas, os percentuais médios foram de 80,7% e 19,3%, enquanto que nas trimonóicas foram de 65,5% e 33,6%, respectivamente. A maior proporção de flores estaminadas em relação às hermafroditas, nas plantas poliníferas de *C. rosea*, pode ser interpretada como uma situação em que os pistilos não funcionais são abortados, antes da floração, naquelas flores que cumprirão apenas as funções de atração de polinizadores e de produção de pólen, aumentando, assim, a eficiência da polinização e a relação pólen/óvulo

(Willson & Price, 1977; Ruiz Zapata & Arroyo, 1978; Ramirez *et al.*, 1984). Um incremento da relação pólen/óvulo, associado com o andromonoicismo, foi interpretado como um sistema favorecido quando o mecanismo de polinização requer grandes quantidades de pólen (Heithaus *et al.*, 1974; Cruden, 1976; Ramirez *et al.*, 1984). Em *Cleome*, as maiores relações pólen/óvulo foram demonstradas nas espécies quiropterófilas (Ruiz Zapata, 1994).

Em *C. rosea*, a maior relação fruto/flor, observada nas plantas em cultivo que apresentaram maiores proporções de flores estaminadas, em comparação com as hermafroditas, mostra que a disponibilidade de grande quantidade de grãos de pólen, especialmente os das flores estaminadas, é de suma importância para a polinização das flores hermafroditas destas mesmas plantas, provavelmente por incrementar a probabilidade de transferência de pólen intra-planta (principalmente em condições em que são escassos os polinizadores principais). No entanto, cabe ressaltar que a polinização das flores pistiladas das plantas femininas também fica na dependência da alta produção de flores estaminadas nas plantas políniferas de *C. rosea*. Ruiz Zapata (1994) não encontrou um padrão definido com relação às proporções entre os diferentes tipos sexuais de flores de *Cleome*, podendo, dependendo da espécie, ora predominarem flores estaminadas, ora as hermafroditas e ora elas podem ser equivalentes em número. Nas espécies venezuelanas que apresentaram maior proporção de flores estaminadas, os percentuais obtidos foram muito semelhantes aos registrados para *C. rosea*; por outro lado, nas espécies trimonóicas, o percentual de flores pistiladas por planta variou de 8,53% a 20,51%, tendo sido considerados muito baixos por Ruiz Zapata (*l.c.*). No entanto, são ainda muito superiores aos obtidos para *C. rosea* (média de 0,8%, variando de 0,4% a 2,4%). Tal fato reforça a tendência aqui expressa de considerar *C. rosea* como uma espécie subdióica, na qual algumas plantas políniferas podem, esporadicamente, emitir flores pistiladas, além das hermafroditas e estaminadas usuais.

Não foi encontrado na literatura registro para emissão de flores estéreis em *Cleome*, conforme observado em *C. rosea*. Stout (1923) destaca que, nas flores de *C. spinosa*, quando há a perda de um dos órgãos sexuais, o outro está sempre funcional, nunca tendo sido observadas flores com pistilo e estames abortados. O mesmo autor relata que, embora tenha observado flores estaminadas e hermafroditas com aborto irregular dos estames, pedicelos, sépalas e pétalas são sempre desenvolvidos nos três tipos de flores (estaminadas, pistiladas e hermafroditas), tal como verificado em *C. rosea*.



O estudo que acompanhou a seqüência de emissão dos tipos de flores ao longo das inflorescências, nas plantas poliníferas, mostrou que, na grande maioria das vezes, as inflorescências de *C. rosea* emitem inicialmente flores hermafroditas e, subseqüentemente, flores estaminadas. Nas espécies estudadas por Ruiz Zapata (1994), as inflorescências emitem flores estaminadas e hermafroditas, intercaladamente, fato também observado, mas em apenas algumas inflorescências de *C. rosea*. Somente para *C. pilosa*, a autora (*l.c.*) refere-se à produção inicial de flores hermafroditas, em número de três, cinco ou sete flores, nas inflorescências. Segundo Bertin (1982), a presença de dois ou mais tipos florais numa planta conduz a uma maior flexibilidade da expressão sexual tanto no espaço (diferentes partes da planta e diferentes habitats), como no tempo (dentro e entre estações). Em *Aesculus pavia* L. (Hippocastanaceae), flores hermafroditas são raras em relação às estaminadas e estão predominantemente distribuídas na base dos cincinos, tal como em *C. rosea*. Bertin (*l.c.*) sugere que a maior disponibilidade de recursos para a produção de óvulos e sementes, a tendência dos polinizadores a visitarem primeiro as flores de baixo, quando visitam uma nova planta, e a necessidade de um engrossamento do eixo da inflorescência para sustentar o desenvolvimento dos frutos são forças seletivas que conferem possíveis explicações ecológicas para o fato. Em *C. rosea*, a flexibilidade na expressão sexual das plantas poliníferas também é evidenciada quando se compara as proporções entre flores estaminadas e hermafroditas em diversas plantas em cultivo, tendo-se observado entre elas uma grande variação entre essas proporções, ou seja, plantas com 92,1% de flores estaminadas até plantas com 50% de flores estaminadas.

Como foi verificado, diversas espécies de *Cleome* mostram alternância de fases de emissão de flores hermafroditas, as quais redundam em frutos, e de emissão de flores estaminadas, por aborto do gineceu, conferindo áreas estéreis ao longo das infrutescências. Stout (1923) considerou “as repetidas mudanças periódicas do sexo das flores de *C. spinosa*, como um fenômeno de regulação interna e biogenética, proximamente relacionado às influências que determinam o desenvolvimento da planta em geral”. Murneek (1927, *apud* Jong & Bruinsna, 1974) observou que nesta espécie a remoção de frutos jovens resultou numa diminuição do aborto feminino, sendo o efeito mais pronunciado quando os pistilos foram removidos, sugerindo que essa mudança na expressão sexual das flores era causada pelo aumento da atividade metabólica dos frutos em desenvolvimento. Por outro lado, Jong & Bruinsna (1974) concluíram que a produção de auxina pelas sementes dos frutos em desenvolvimento na base das inflorescências de *C.*

*spinosa* era a principal responsável pelo aborto do pistilo nas flores subsequentes. Os resultados aqui encontrados mostraram que nas inflorescências com frutos em desenvolvimento na base dos racemos, ou seja, originados das primeiras flores hermafroditas emitidas, a passagem da fase de emissão de flores com pistilo para a de flores estaminadas foi muito mais rápida do que naquelas que não originaram frutos ou cujos frutos foram originados a partir de flores hermafroditas mais distais das inflorescências. Diggle (1993) também observou que a presença de frutos em desenvolvimento tem um efeito significativo na expressão sexual das plantas de *Solanum hirtum* Vahl. (Solanaceae), andromonóica, através do aumento do número de flores estaminadas em resposta à produção de frutos. Krupnick & Weis (1998) mostraram que, em *Isomeris arborea* Nutt. (Capparaceae), cujas inflorescências também apresentam emissão inicial de flores hermafroditas seguidas de estaminadas, as plantas produzem maiores números de flores hermafroditas por inflorescência quando os ovários são danificados por herbivoria, em comparação com o grupo de plantas protegido contra a herbivoria. Estes autores (*l.c.*) concluíram que os danos às estruturas florais femininas reduzem a utilização dos recursos energéticos, aumentando a quantidade de recursos disponíveis para as flores em desenvolvimento, potencialmente permitindo um desvio para a função feminina. Sugere-se que, para *C. rosea*, um dos fatores envolvidos na regulação da expressão sexual das flores, ao longo dos racemos, também esteja relacionado ou com a produção de hormônios pelos frutos em desenvolvimento ou com a maior disponibilidade de recursos obtida em função da ausência de frutos em desenvolvimento. Teoricamente, fatores importantes que influenciam a expressão sexual nas plantas incluem fertilidade do solo, umidade do solo, intensidade de luz, idade ou tamanho da planta, fotoperíodo, temperatura, mutilação, doença, parasitismo e constituição genética (Heslop-Harrison, 1957). As plantas utilizadas neste trabalho estavam expostas a fotoperíodos e temperaturas similares, eram aparentemente saudáveis e tinham a mesma idade, sugerindo que muitos dos fatores relacionados por Heslop-Harrison (*l.c.*) não sejam importantes na determinação da expressão sexual das flores de *C. rosea*.

De um modo geral, as flores hermafroditas de *C. rosea* são maiores do que as estaminadas e estas, por sua vez, são maiores do que as pistiladas. Frequentemente, em plantas sexualmente dimórficas, a corola das flores masculinas é maior do que a das femininas, sugerindo que a evolução das características florais, como tamanho e forma da corola e número de flores foi, primariamente, mais dirigida, por seleção, para uma efetiva

dispersão do pólen do que para sua recepção (Delph, 1996). Entre as espécies trimonóicas da Venezuela, sempre as flores pistiladas são menores, mas, em duas, as flores hermafroditas são maiores que as estaminadas e, em uma, as flores estaminadas são maiores que as hermafroditas (Ruiz Zapata, 1994). Ressalta-se que, em *C. rosea*, as estruturas sexuais masculinas das flores estaminadas são significativamente maiores que as mesmas estruturas nas flores hermafroditas; no entanto, o gineceu das flores pistiladas não é maior do que nas flores hermafroditas. Embora não se tenha contado o número de grãos de pólen por flor, possivelmente, as flores estaminadas produzem maior quantidade de grãos de pólen do que as hermafroditas, já que suas anteras são significativamente maiores. Ruiz Zapata (1994) registrou maior quantidade de pólen para as flores estaminadas de *C. moritziana*, *C. rutidosperma* e *C. spinosa*, embora em outras espécies o número seja semelhante e em outras, ainda, flores hermafroditas produzam uma maior quantidade.

Os experimentos realizados para compreender o sistema de reprodução de *C. rosea* mostraram que a espécie é autocompatível ( $I_{Ac}=0,99$ ), sendo provável a produção de frutos e de sementes viáveis a partir de todos os tipos de polinização possíveis na natureza, não havendo diferença no sucesso de produção de frutos a partir de polinizações manuais que resultam em autofertilização (73,8%) e em fertilização cruzada (74,2%). No entanto, *C. rosea* não é autógâmica espontânea ( $I_{Ag}=0$ ), o que atesta a dependência dos polinizadores para a reprodução sexual da espécie. A autocompatibilidade parece ser o sistema reprodutivo generalizado entre as espécies de *Cleome*. Stout (1923) mostrou que *C. spinosa* é autocompatível. Segundo Iltis (1967, *apud* Ruiz-Zapata, 1994), *C. hassleriana*, *C. parvifolia*, *C. aculeata*, *C. lutea*, *C. viridiflora*, *C. speciosa*, *C. violacea* L., *C. gynandra* e *C. viscosa* são autocompatíveis por apresentarem abundante produção de sementes em plantas solitárias que cresciam em estufas e jardins da Universidade de Winsconsin e do Jardim Botânico de Missouri. Também Ruiz Zapata (1994) determinou ausência de incompatibilidade para dez espécies de *Cleome* da Venezuela, todas com  $I_{Ac}(s)$  superiores a 0,75, a saber: *C. aculeata*, *C. gynandra*, *C. moritziana*, *C. pilosa*, *C. rutidosperma*, *C. speciosa*, *C. spinosa*, *C. stenophylla*, *C. viscosa* e *C. aculeata*. Dentre estas, *C. pilosa*, *C. rutidosperma*, *C. stenophylla*, *C. viscosa* e *C. aculeata* foram consideradas autógamas por apresentarem  $I_{Ag}(s)$  superiores a 0,75. A última espécie foi referida como cleistógama.

Dois tipos de hercogamia foram identificados para *C. rosea*. A hercogamia intrafloral ocorre nas flores hermafroditas e é caracterizada pela disposição dos estames



perpendicularmente ao gineceu, promovendo uma “brecha de polinização” (Ruiz Zapata, 1994) de cerca de 25mm. Por outro lado, a presença de hercogamia interfloral decorre da unissexualidade das flores, de modo que as funções de doação e de recepção de pólen estão espacialmente separadas em flores e em plantas diferentes. Endress (1994) afirma que o andromonoicismo, ginomonoicismo, monoicismo e dioicismo são degraus de uma crescente hercogamia. Segundo Webb & Lloyd (1986), a restrição da autofertilização e da auto-interferência entre as funções de doação de pólen (masculina) e de recepção de pólen (feminina) são as forças seletivas que contribuíram para o estabelecimento da hercogamia nas Angiospermas. Nas flores de *C. rosea* nunca há interferência entre as duas funções: nas flores unissexuadas, pelo aborto de uma das funções e nas flores hermafroditas, em decorrência da hercogamia intrafloral. Esta última constitui o mecanismo que previne totalmente a autogamia espontânea nas flores hermafroditas de *C. rosea*. A mesma disposição dos órgãos sexuais foi descrita para as flores hermafroditas de *C. gynandra*, onde a “brecha de polinização” é de 17mm (Ruiz Zapata, 1994). Outras espécies de *Cleome* cujas flores hermafroditas apresentam uma estreita separação entre anteras e estigmas (0,47mm a 3,52mm) são autogâmicas (Ruiz Zapata, *l.c.*).

Nas plantas poliníferas de *C. rosea*, as flores são maiores, as inflorescências perduram por mais dias, o número de flores emitidas é maior e o ritmo de produção diária de flores também é maior do que nas plantas femininas. Grandes inflorescências geralmente atraem mais polinizadores do que pequenas inflorescências porque, além de aumentarem as oportunidades para atrair polinizadores através do maior “display” apresentado, a proximidade de muitas flores reduz os custos de vôo para os polinizadores (Harder & Barrett, 1996). Estas condições tendem a incrementar o número de visitas intra-planta, fato confirmado nas observações de campo e de cultivo. Assim, acredita-se que nas plantas poliníferas de *C. rosea* haja uma tendência para o aumento das taxas de geitonogamia, uma vez que estão simultaneamente presentes, nas plantas poliníferas, flores hermafroditas e estaminadas.

Segundo Lloyd & Shoen (1992), salvo nos casos em que mecanismos florais previnam totalmente a disponibilidade de grãos de pólen e de estigmas receptivos, ao mesmo tempo, numa planta, uma quantidade considerável de geitonogamia é geralmente inevitável, como conseqüência dos movimentos intra-planta dos polinizadores. Os autores (*l.c.*) afirmam, ainda, que as condições ambientais da polinização, incluindo condições climáticas (temperatura, luz e umidade), fatores ecológicos (densidade ou tamanho da

população) e eventos florais (idade da flor e o momento em que ela foi emitida durante o período de floração) podem causar variação na quantidade de geitonogamia de uma planta. As taxas de geitonogamia nas plantas poliníferas de *C. rosea*, provavelmente, devem variar em função do número de plantas da população, do número de flores por planta, do padrão de forrageio dos polinizadores e da proporção entre o percentual de flores hermafroditas e estaminadas de uma planta. Cabe destacar que as flores hermafroditas emitidas na primeira inflorescência de *C. rosea*, as quais promovem uma fase inicial de emissão exclusiva destas flores em todas as plantas poliníferas, devem produzir frutos com uma menor taxa de sementes originadas por geitonogamia do que as que são emitidas nas demais inflorescências, ao longo da floração, juntamente com grande quantidade de flores estaminadas.

A geitonogamia é uma consequência acidental e indesejável em plantas que têm mais de uma flor aberta, ao mesmo tempo, num indivíduo, já que: a geitonogamia requer as mesmas adaptações que a xenogamia para atrair um agente polinizador; não confere à planta segurança reprodutiva; a fração de pólen e de óvulos utilizada na geitonogamia é totalmente “descontada” do conjunto disponível para a xenogamia (Lloyd, 1992; Shoen & Lloyd, 1992). Em *C. rosea*, algumas estratégias podem ser interpretadas como mecanismos que visam diminuir o “desconto” de pólen intra-planta, sem prejudicar o “display” e a presença de recursos abundantes para atrair os polinizadores:

1- Nas plantas poliníferas, as flores hermafroditas são inicialmente emitidas nas inflorescências, ou seja, há uma separação temporal entre a recepção de pólen pelos pistilos das flores hermafroditas e a doação de pólen pelas flores estaminadas. Pode-se, portanto, afirmar que *C. rosea* exibe uma dicogamia interfloral nas inflorescências, ainda que algumas vezes incompleta (Lloyd & Webb, 1986), associada à hercogamia intra e inter-florais. Estes mecanismos, atuando em conjunto, tendem a reduzir o “desconto” de pólen dentro de uma planta, permitindo a dispersão de mais grãos de pólen para outras plantas. Cabe lembrar que esta dispersão é fundamental para a produção de frutos nas plantas femininas. Segundo Harder & Barrett (1996), a adição de flores estaminadas (doadoras de pólen) promove mais efetivamente a fertilidade masculina, uma vez que a adição de flores perfeitas aumentaria a geitonogamia. Assim, a maior proporção de flores estaminadas nas plantas poliníferas de *C. rosea* permite aumentar a atração dos polinizadores sem agravar o “desconto” de pólen.

2- O meio mais simples de aumentar o “display” de uma planta, sem pagar os custos do “desconto” intra-planta de pólen, envolve a incorporação de flores que nem doam, nem recebem pólen (Harder & Barrett, 1996). Talvez seja esta a função das flores estéreis.

A disposição das estruturas florais, caracterizando uma porção anterior e externa, ocupada pelos órgãos reprodutivos e uma porção posterior e interna, ocupada pelas estruturas atrativas, confere zigomorfismo às flores de *C. rosea* e favorece a polinização, uma vez que direciona o inseto durante suas visitas. O zigomorfismo descrito para as flores de *C. rosea* é um caráter comum para o gênero, sendo menos evidente nas espécies com flores pequenas, nas quais as pétalas apresentam forma mais ou menos radial (Ruiz Zapata, 1994). Como consequência dessa disposição, o estigma das flores pistiladas, o estigma das flores hermafroditas e as anteras das flores estaminadas ocupam posições análogas e são contactados de forma semelhante pelos polinizadores, por ocasião das visitas aos três tipos de flores.

Cabe, no entanto, discutir a posição ocupada pelas anteras nas flores hermafroditas, já que não há estigmas, de outras flores, em posição análoga. Visitantes maiores, como alguns lepidópteros observados, podem vir a tocar as anteras destas flores, mas, questiona-se para onde este pólen será transferido. Acredita-se que o pólen das flores hermafroditas contribua pouco para o conjunto de grãos de pólen disponíveis para a polinização, ficando a função de produção e doação de pólen principalmente a cargo das flores estaminadas. Este aspecto reforça a afirmação de que a maior proporção de flores estaminadas, nas plantas poliníferas de *C. rosea* é altamente adaptativa. Conforme foi visto anteriormente, a correlação positiva entre o percentual de flores estaminadas e a proporção fruto/flor, associada à correlação negativa entre o percentual de flores hermafroditas e a proporção fruto/flor, em plantas individuais, corroboram a proposição de que, para *C. rosea*, a disponibilidade de pólen das flores estaminadas é um fator limitante para o sucesso na produção dos frutos destas plantas, além de sugerir também que é significativa a transferência de pólen intra-planta, especialmente nas populações em cultivo.

Os valores de Fr/FI obtidos para as flores pistiladas e para as flores hermafroditas de *C. rosea* variaram entre a população de cultivo e a de campo. Na população de cultivo, a proporção Fr/FI nas plantas femininas foi de 15,63% e nas poliníferas 22,43%, ambas muito inferiores às proporções Fr/FI obtidas no campo, 40,17% e 39,8%, respectivamente. Atribui-se esta diferença à baixa frequência de polinizadores na



área de cultivo, especialmente do grupo dos lepidópteros, muito comuns na restinga. Estes resultados também evidenciam uma maior dispersão do pólen nas áreas naturais, em vista da diferença significativa da produtividade das plantas femininas no cultivo e em áreas naturais.

As razões S/O obtidas para *C. rosea* foram de 0,63 nas flores pistiladas e de 0,56 nas flores hermafroditas e os respectivos tamanhos da progênie foram de 129,33 e 159,66 sementes por fruto. De acordo com Wiens (1984), as espécies anuais de Capparaceae apresentam razões S/O muito baixas (0,30 a 0,70), semelhantes às de espécies perenes, quando comparadas com outras anuais (cerca de 0,90). Os resultados aqui expostos corroboram os de Wiens (*l.c.*), que registrou razões S/O de 0,59, 0,49 e 0,53, para *C. lutea* Hook., *C. serrulata* e *C. sparsifolia* S. Watson, nesta ordem. No que se refere a *C. rosea*, apesar da espécie ser monocárpica, com ciclo de vida anual, características freqüentemente associadas a altas taxas de autogamia e investimento irrestrito na produção de sementes (Lloyd, 1980), os resultados do presente estudo mostraram que se trata de espécie alógama, dependente de polinizadores para a produção de suas sementes. Cabe destacar que *C. rosea* produz frutos com número muito superior de sementes do que as espécies estudadas por Wiens (1984), que produziram frutos com 13,1, 20,5 e 13,0 sementes, respectivamente. Ruiz Zapata (1994), também obteve, para as *Cleome* herbáceas e alógamas da Venezuela, uma razão S/O média de 0,52 e tamanho médio da progênie de 93,24, dados bastante parecidos com os aqui apresentados para *C. rosea*.

As sementes de *C. rosea* apresentam testa com elaiossoma, que é uma estrutura multicelular, esbranquiçada e brilhante associada às sementes, constituindo característico apêndice de óleo, que provavelmente auxilia na dispersão por formigas (Kumar & Bahadur, 1978). A presença de elaiossoma foi registrada para sementes de algumas espécies de *Cleome*, como *C. rutidosperma* e *C. simplicifolia* H.f & T. (Kumar & Bahadur, *l.c.*) e *C. rutidosperma*, *C. aculeata* e *C. pilosa* (Ruiz Zapata & Escala, 1995). Estes últimos autores afirmam que nas espécies com elaiossoma a dispersão é realizada por formigas e que em *C. aculeata*, os frutos têm deiscência explosiva (dispersão balística), seguida do transporte das sementes pelas formigas, caracterizando um caso de diplocoria. No caso de *C. rosea*, não foram observadas formigas transportando as sementes e estudos sobre esse provável tipo de dispersão são necessários e estão previstos para a continuidade dos estudos.

## VI- REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ALEXANDER, M.P., 1980. A versatile stain for pollen, fungi, yeast and bacteria. **Stain Technology** **55** (1) : 13-18.
- ARAÚJO, D.S.D. & HENRIQUES, R.P.B., 1984. Análise florística das restingas do estado do Rio de Janeiro. *In*: L.D. de LACERDA, D.S.D. de ARAÚJO, R. CERQUEIRA & B. TURCQ (eds.). **Restingas: origem, estrutura, processos**. CEUFF, Niterói, p.159-193.
- ARROYO, M.T.K. & RAVEN, P.H., 1975. The evolution of subdioecy in morphologically gynodioecious species of *Fuchsia* sect. *Encliandra* (Onagraceae). **Evolution** **29** :500-511.
- ATSATT, P.R. & RUNDEL, P.W., 1982. Pollinator maintenance vs. Fruit production: partitioned reproductive effort in subdioecious *Fuchsia lycioides*. **Ann. Missouri Bot. Gard.** **69** :199-208.
- AUGSPURGER, 1980. Mass flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*): Influence on pollinator attraction and movement. **Evolution** **34** : 475-488.
- BARROSO, G.M.; GUIMARÃES, E.F.; ICHASO, C.L.F.; COSTA, C.G. & PEIXOTO, A.L., 1978. **Sistemática de Angiospermas do Brasil, Vol. 1**. Livros Técnicos e Científicos Editora S.A., Rio de Janeiro, xii + 255p., il.
- BARROSO, G. M.; ANDREATA, R.H.P. & LIMA, M.P.M., 1997. **Morfologia de inflorescências**. Universidade Santa Úrsula, Departamento de Biologia Vegetal, Rio de Janeiro, 229p., il.
- BAWA, K.S., 1974. Breeding systems of tree species of a lowland tropical community. **Evolution** **28** : 85-92.
- BAWA, K.S., 1983. Patterns of flowering in tropical plants. *In*: C.E. JONES & J. LITTLE (eds.) **Handbook of experimental pollination biology**. Van Nostrand Runhold Comp. Inc., New York, p.394-410.
- BAWA, K.S. & BEACH, J.H., 1981. Evolution of sexual systems in flowering plants. **Ann. Missouri Bot. Gard.** **68** : 254-274.1
- BAWA, K.S. & WEBB, C.J., 1984. Flower, fruit and seed abortion in tropical forest trees: implications for the evolution of paternal and maternal reproductive patterns. **Amer. J. Bot.** **71** (5) : 736-751.

- BAWA, K.S.; BULLOCK, S.H.; PERRY, D.R.; COVILLE, R.E. & GRAYUM, M.H., 1985a. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. II- Pollination systems. **Amer. J. Bot.** **72** (3) : 346-356.
- BAWA, K.S.; PERRY, D.R. & BEACH, J.H., 1985b. Reproductive biology of tropical lowland rain forest trees. I- Sexual systems and incompatibility mechanisms. **Amer. J. Bot.** **72** (3) : 331-345.
- BERTIN, R.I., 1982. The ecology of sex expression in red buckeye. **Ecology** **63** (2) : 445-456.
- BIANCHI, M.B. & GIBBS, P.E., 2000. Late –acting self-incompatibility in *Capparis retusa* (Capparaceae), a species of Chaco woodland in NE Argentina. **Rev. Bras. Bot.** **23** (4) :393-398.
- BRANTJES, N.B.M., 1978. Sensory responses to flowers in night-flying moths. In: A.J. RICHARDS (ed.) **The pollination of flowers**. Academic Press Inc., London, p.13-19.
- BULLOCK, S.H., 1985. Breeding systems in the flora of a tropical deciduous forest in Mexico. **Biotropica** **17** (4) : 287-301.
- BULLOCK, S.H., 1995. Plant reproduction in neotropical dry forests. In: S. H. BULLOCK; H.A. MOONEY & E. MEDINA (eds.) **Seasonally dry tropical forests**. Cambridge University Press, Cambridge, p.277-303.
- CARVALHO, L.A.F., 1959. Capparidaceae da cidade do Rio de Janeiro. **Rodriguesia** **33-34** : 329-337.
- CHARLESWORTH, D., 1989. Evolution of low female fertility in plants: pollen limitation, resource allocation and genetic load. **Tree** **4** (10) : 289-292.
- CORRÊA, M.P., 1978. **Dicionário das plantas úteis do Brasil e das exóticas cultivadas**. Ministério da Agricultura, IBDF., Rio de Janeiro, v. 3.
- CORREIA, M.C.R.; ORMOND, W.T.; PINHEIRO, M.C.B. & LIMA, H.A., 1993. Estudo da biologia floral de *Clusia criuva* Camb. – um caso de mimetismo. **Bradea** **6** (24) : 209-219.
- CORREIA, M.C.R.; ORMOND, W.T.; PINHEIRO, M.C.B. & LIMA, H.A., 1999. Biologia da reprodução de *Clusia lanceolata* Camb, **Hoehnea** **26** (1) : 61-73.
- COSTA E SILVA, M.B., 1995. **Estudos taxonômicos sobre o gênero *Capparis* L. (Capparaceae Juss.) em Pernambuco**. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-



- Graduação em Botânica da Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 163p., il.
- COSTA E SILVA, M.B., 2000. **O gênero *Cleome* L. (Capparaceae Juss.) para o Brasil.** Tese de Doutorado, Programa de Pós-Graduação em Botânica da Universidade Federal Rural de Pernambuco, Recife, 146p., il.
- COSTA E SILVA, M.B.; MIGUENS, F.C. & SALES, M.F., 1999. Pollen ultrastructure of some species of *Cleome* L. (Capparaceae Juss.) from Brazil. **Acta Microscopica** 8 (Suppl.C) : 821-823.
- CRONQUIST, A., 1981. **An integrated system of classification of flowering plants.** Columbia University Press, New York, 1262p.
- CRUDEN, R.W., 1976. Intraspecific variation in pollen-ovule ratios and nectar secretion-preliminary evidence of ecotypic adaptation. **Ann. Missouri Bot. Gard.** 63 (2) : 277-289.
- CRUDEN, R.W.; KINSHAN, S.; STOCKHOUSE II, R.E. & LINHART, Y.B., 1976. Pollination, fecundity, and the distribution of moth-flowered plants. **Biotropica** 8 (3) : 204-210.
- CRUDEN, R.W.; HERMANN, S.M. & PETERSON, S., 1983. Patterns of nectar production and plant-pollinator coevolution. *In*: B. BENTLEY & T. ELIAS (eds.) **The biology of nectaries.** Columbia University Press, New York, p. 80-125.
- DAFNI, A.; EISIKOWITCH, D. & IVRI, Y., 1987. Nectar flow and pollinators' efficiency in two co-occurring species of *Capparis* (Capparaceae) in Israel. **Pl. Syst. Evol.** 157 :181-186.
- DAU, L., 1960. Microclimas das restingas do sudeste do Brasil. I- Restinga interna de Cabo Frio. **Arquivos do Museu Nacional**, vol. L : 79-134.
- DELOUCHE, J.C.; STILL, T.W.; RASPET, M. & LIENHARD, M. (trad. F. F. ROCHA), 1976. **O teste de tetrazólio para viabilidade da semente.** AGIPLAN, Brasília, DF, 103p., il.
- DELPH, L.F., 1990. Sex-differential resource allocation patterns in the subdioecious shrub *Hebe subalpina*. **Ecology** 71 : 1342-1351.
- DELPH, L.F., 1996. Flower size dimorphism in plants with unisexual flowers. *In*: D.G. LLOYD & S.C.H. BARRETT (eds.). **Floral biology. Studies on floral evolution in animal-pollinated plants.** Chapman & Hall, New York, p.217-237.

- DIGGLE, P.K., 1993. Developmental plasticity, genetic variation, and the evolution of andromonoecy in *Solanum hirtum* (Solanaceae). **Amer. J. Bot.** **80** (8) : 967-973.
- DUGAND, A., 1968. Acerca de unas *Capparis* de la Flora Colombiana. **Caldasia**, vol.X, nº 47 : 219-229.
- EICHLER, A.G., 1865. Capparidae. *In*: C.F.P. MARTIUS & A.G. EICHLER (eds.) **Flora brasiliensis** vol. 13, pt. 1, p.254-256.
- EISIKOWITCH, D. & GALIL, J., 1971. Effect of wind on the pollination of *Pancratium maritimum* L. (Amaryllidaceae) by hawkmoths (Lepidoptera : Sphingidae). **Journal of Animal Ecology** **40** : 673-678.
- EISIKOWITCH, D.; IVRI, Y. & DAFNI, A., 1986. Reward partitioning in *Capparis* spp. along ecological gradient. **Oecologia** **71** : 47-50.
- ELFFERS, J.; GRAHAM, R.A. & DEWOLF, G.P., 1964. Capparidaceae. *In*: C.E. HUBARD & E.MILNE-REDEHAD (eds.) **Flora of Tropical East Africa**, vol. 6, pt. 3, p.1-88.
- ELIAS, T.S., 1983. Extrafloral nectaries: their structure and distribution. *In*: B. BENTLEY & T. ELIAS (eds.) **The biology of nectaries**. Columbia University Press, New York, p. 174-203.
- ENDRESS, P.K., 1994. **Diversity and evolutionary biology of tropical flowers**. Cambridge University Press, Cambridge, xiv + 511p., il.
- ERNST, W.R., 1963. The genera of Capparaceae and Moringaceae in the southeastern United States. **J. Arnold Arbor.**, vol. XLIV : 81-95.
- FAEGRI, K. & PIJL, L. van der, 1971. **The principles of pollination ecology**. Pergamon Press, Oxford, xii + 291p., il.
- FARRIS, M.A., 1987. Quantitative genetic variation and natural selection in *Cleome serrulata* growing along a mid soil moisture gradient. **Can. J. Bot.** **66** : 1870-1876.
- FRANKEL, G.W. & GALUN, E., 1977. **Pollination mechanisms, reproduction and plant breeding**. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, xi + 281p., il.
- FRANKIE, G.W., 1975. Tropical forest phenology and pollinator plant coevolution. *In*: L.E. GILBERT & P.H. RAVEN, (eds.) **Coevolution of animals and plants**, University of Texas Press, ed. revisada, Austin, p.192-209.
- FUKS, R., 1990. *C. flexuosa* (L.) L. (Capparaceae): taxinomia, fenologia, anatomia foliar e floral. Tese de Doutorado, Programa Especial de Doutorado, Universidade Mackensie, São Paulo, 109p.

- FUKS, R. & COSTA E SILVA, M.B., 2000. *Capparis* (L.) (Brassicaceae Burnett) do Estado do Rio de Janeiro. **Albertoa**, Série Brassicales, **1** : 1-12.
- GENTRY, A.H., 1982. Patterns of neotropical plant species diversity. *In*: M.K. HECHT, B. WALLACE & G.T. PRANCE (eds.) **Evol. Biol.**, Vol. **15**. Plenum Press, New York, p.1-84.
- GIBBS, P.E. & BIANCHI, M.B., 1999. Does late-acting self-incompatibility (L.S.I.) show family clustering? Two more species of Bignoniaceae with L.S.I.: *Dolichandra cynanchoides* and *Tabebuia nodosa*. **Ann. Bot.** **84** : 449-457.
- GRANT, V. 1983. The systematic and geographical distribution of hawkmoth flowers in the temperate north America flora. **Bot. Gaz.** **144** (3) : 439-449.
- GODINHO, R.S., 1995. **Trepadeiras nativas das restingas do estado do Rio de Janeiro- Possibilidades de seu uso em paisagismo**. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas-Botânica, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, xi+146p., il.
- GÓMEZ, S.A., 1953. Caparidáceas argentinas. **Lilloa** XXVI : 279-341.
- GONÇALVES-ESTEVEZ, V. & FERREIRA, C.B., 1994. Estudo polínico em plantas de restinga do estado do Rio de Janeiro- Anacardiaceae Lindl. e Capparaceae Juss. **Bol. Mus. Nac., N.S. Bot.** **90** :1-13.
- GREGORY, D.P., 1963. Hawkmoth pollination in the genus *Oenothera*. **Aliso** **5** (3) : 357-384.
- HABER, W.A. & FRANKIE, G.W., 1982. Pollination of *Luehea* (Tiliaceae) in Costa Rican deciduous forest. **Ecology** **63** (6) : 1740-1750.
- HABER W.A. & FRANKIE, G.W., 1989. A tropical hawkmoth community: Costa Rican dry forest Sphingidae. **Biotropica** **21** (2) : 155-172.
- HARDER, L.D. & BARRETT, S.C.H., 1996. Pollen dispersal and mating patterns in animal-pollinated plants. *In*: D.G. LLOYD & S.C.H. BARRETT (eds.) **Floral biology. Studies on floral evolution in animal-pollinated plants**. Chapman & Hall, New York, p.140-190.
- HEITHAUS, E.R.; OPLER, P. & BAKER, H., 1974. Bat activity and pollination of *Bauhinia pauletia*: plant pollinator coevolution. **Ecology** **55** : 412-419.
- HERRERA, C.M., 1996. Floral traits and plant adaptation to insect pollinators: a devil's advocate approach. *In*: D.G. LLOYD & S.C.H. BARRETT (eds.). **Floral biology**.



- Studies on floral evolution in animal-pollinated plants.** Chapman & Hall, New York, p.65-87.
- HESLOP-HARRISON, J., 1957. The experimental modification of sex expression in flowering plants. **Biol. Rev.** **32** : 38-90.
- HESLOP-HARRISON, J. & SHIVANNA, K.R., 1977. The receptive surface of the Angiosperm stigma. **Ann. Bot.** **41** (176) : 1233-1258.
- HEYWOOD, V.H., 1985. **Las plantas com flores.** Editorial Reverté, S.A., Barcelona, xi + 332p., il.
- HIGASHI, S.; TSUYUZAKI, S.; OHARA, M. & ITO, F., 1989. Adaptive advantages of ant-dispersed seeds in the mirmecochorous plant *Trillium tschonoskii* (Liliaceae). **Oikos** **54** : 389-394.
- HOROVITZ, A. & GALIL, J., 1972. Gynodioecism in East Mediterranean *Hirschfeldia incana*, Cruciferae. **Bot. Gaz.** **133** (2) : 127-131.
- HORVITZ, C.C. & SCHEMSKE, D.W., 1988. A test of pollinator limitation hypothesis for a neotropical herb. **Ecology** **69** (1) : 200-206.
- ILTIS, H.H., 1998. *Cleome chapalaensis*, n. sp., a south American element on the Mexican plateau. **Boletín, IBUG** **5** (1-3) : 413-443.
- ILTIS, H.H. & RUIZ-ZAPATA, T., 1997. Studies in the Capparaceae XIX: *Cleome torticarpa*, n. sp., a Venezuelan endemic. **Novon** **7** : 367-372.
- JACOBS, M., 1960. **Flora Malesiana.** Capparaceae. Série 1, v.6, nº 1, p. 61-105.
- JACOBS, M., 1965. The genus Capparis (Capparaceae) from the Indus to the Pacific. **Blumea** **12** (3) : 385-541.
- JOHANSEN, D.A., 1940. **Plant microtechnique.** McGraw-Hill Book Company Inc., New York, xi + 523p., il.
- JONG, A.W. & BRUINSMA, J., 1974. Pistil development in *Cleome* flowers. I- Effects of mineral nutrition and of the presence of leaves and fruits on female abortion in *Cleome spinosa* Jacq. **Z. Pflanzenphysiol.** **72** : 220-226.
- JUDD, S.W.; CAMPBELL, S.C.; STEVENS, P.F. & KELLOGG, E.A., 1999. **Plant systematics. A phylogenetic approach** – Brassicales. Sunderland, Massachusetts, p.326-329.
- KAGEYAMA, P.Y. & PIÑA-RODRIGUES, F.C.M., 1993. Fatores que afetam a produção de sementes. In: I.B. AGUIAR, F.C.M. PIÑA-RODRIGUES & M.B.

- FIGLIOLIA (orgs.). **Sementes florestais tropicais**. ABRATES (Associação Brasileira de Tecnologia de Sementes), Brasília, DF. p.19-46.
- KEVAN, P.G. & BAKER, H.G., 1983. Insects as flower visitors and pollinators. **Ann. Rev. Entomol.** **28** :407-453.
- KOELEWIJN, H.P. & VAN DAMME, J.M.M., 1996. Gender variation, partial male sterility and labile sex expression in gynodioecious *Plantago coronopus*. **New Phytol.** **132** : 67-76.
- KOPTUR, S., 1983. Flowering phenology and floral biology of *Inga* (Fabaceae-Mimosoideae). **Syst. Bot.** **8** (4) : 354-368.
- KRUPNICK, G.A. & WEIS, A.E., 1998. Floral herbivore effect on the sex expression of na andromonoecious plant, *Isomeris arborea* (Capparaceae). **Pl. Ecol.** **134** : 151-162.
- KUMAR, P.V. & BAHADUR, B., 1978. Seed morphology of thirteen species of *Cleome* L. (Capparidaceae). **J. Indian Bot. Soc.** **57** : 39-46.
- LAROCA, S. & MIELKE, O.H.H., 1975. Ensaios sobre ecologia de comunidade em Sphingidae na Serra do Mar, Paraná, Brasil (Lepidoptera). **Revista. Brasil. Biol.** **35**:1-19.
- LAWRENCE, W.S. 1993. Resource and pollen limitation: Plant size-dependent reproductive patterns in *Physalis longifolia*. **Amer. Nat.** **141** (2) : 296-313.
- LEE, T.D., 1989. Patterns of fruit and seed production in a Vermont population of *Cassia nictitans* L. (Caesalpinoideae). **Bull. Torrey Bot. Club** **116** (1) : 15-21.
- LEE, T.D. & BAZZAZ, F.A., 1982. Regulation of fruit and seed production in na annual legume, *Cassia fasciculata*. **Ecology** **63** : 1364-1373.
- LEWIS, D., 1941. Male sterility in natural populations of hermaphrodite plants. **New Phytol.** **40** : 56-63.
- LIMA, H.A.; CORREIA, M.C.R.; PINHEIRO, M.C.B. & ORMOND, W.T., 1998. Observações sobre a produção e o desenvolvimento de frutos em populações de *Capparis lineata* Domb., na restinga de Maricá. **Resumos do II Simpósio Brasileiro de Restingas e Lagoas Costeiras**, Macaé, Rio de Janeiro, p.10.
- LIMA, H.A.; PINHEIRO, M.C.B. & CORREIA, M.C.R., 2001. Presença de diclinia feminina em *Cleome rosea* Vahl. e a superioridade da progênie das plantas femininas. **Resumos do 52º Congresso Nacional de Botânica**, João Pessoa, Paraíba, p.175.

- LLOYD, D., 1972. Breeding systems in *Cotula*. II- Monoecious populations. **New Phytol.** **71** : 1195-1202.
- LLOYD, D., 1974. Theoretical sex ratios of dioecious and gynodioecious angiosperms. **Heredity** **32** : 11-34.
- LLOYD, D.G., 1975. The maintenance of gynodioecy and androdioecy in Angiosperms. **Genetica** **45** : 325-339.
- LLOYD, D.G., 1976. The transmission of genes via pollen and ovules in gynodioecious angiosperms. **Theor. Populat. Biol.** **9** : 299-316.
- LLOYD, D.G., 1980. Demographic factors and mating patterns in Angiosperms. In: O.T. SOLBRIG (ed.). **Demography and evolution in plant populations**. Blackwell Scientific Publications, Oxford, p. 67-88.
- LLOYD, D.G., 1992. Self- and cross-fertilization in plants. II- The selection of self-fertilization. **Int. J. Plant Sci.** **153** (3) : 370-380.
- LLOYD, D.G. & WEBB, C.J., 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in Angiosperms. I- Dichogamy. **New Zealand J. Bot.** **24** : 135-162.
- LLOYD, D.G. & SCHOEN, D., 1992. Self- and cross-fertilization in plants. I- Functional dimensions. **Int. J. Plant Sci.** **153** (3) : 358-369.
- LOURO, R.P. & SANTIAGO, L.J.M., 1984. A região de Barra de Maricá – RJ e a importância de sua preservação. **Atas Soc. Bot. Brasil** **2** (15): 109-118.
- MACHADO, I.C.; LOPES, A.V.; LEITE, A.V. & NEVES, C.B., 2001. *Cleome spinosa* Jacq. (Capparaceae): uma espécie ocorrente em áreas urbanas e perturbadas, polinizada por morcegos. **Resumos do 52º Congresso Nacional de Botânica**, João Pessoa, Paraíba, p. 174.
- MOÇO, M.C.C. & PINHEIRO, M.C.B., 1999. Pollination ecology of *Swartzia apetala* Raddi var. *apetala* (Leguminosae-Papilionoideae). **Brazilian Archives of Biology and Technology** **42** (4) :415-423.
- MONTEIRO, R.F. & MACEDO, M.V., 2000. Flutuação populacional de insetos fitófagos em restinga. In: F.A. ESTEVES & L.D. LACERDA (eds.) **Ecologia de restingas e lagoas costeiras**. NUPEM/UFRJ, Macaé, Rio de Janeiro, p. 77-88.
- NILSSON, L.A., 1987. Angraecoid orchids and hawkmoths in Central Madagascar: specialized pollination systems and generalist foragers. **Biotropica** **19** (4) : 310-318.



- NILSSON, L.A., 1988. Hawkmoth scale analysis and pollination specialization in the epilithic Malagasy endemic *Aerangis ellisii* (Reichenb.) Schltr. (Orchidaceae). **Bot. J. Linn. Soc.** **97** : 49-61.
- ORMOND, W.T., 1973. Contribuição ao estudo biossistemático e ecológico de *Ludwigia octovalvis* (Jacq.) Raven (Onagraceae). **Revista Brasil. Biol.** **33** (1) : 87-107.
- ORMOND, W.T. & LEITE, C.O., 1987. Ocorrência de inflorescência masculina em *Allagoptera arenaria* (Gomes) O. Kuntze – Palmae. **Bradea** **6** (45) : 358-361.
- ORMOND, W.T.; PINHEIRO, M.C.B.; LIMA, H.A.; CORREIA, M.C.R. & CASTRO, A.C., 1991. Sexualidade das plantas da restinga de Maricá, RJ. **Bol. Mus. Nac., N.S. Bot.** **87** : 1-24.
- ORMOND, W.T.; PINHEIRO, M.C.B.; LIMA, H.A.; CORREIA, M.C.R. & PIMENTA, M.L., 1993. Estudo das recompensas florais das plantas da restinga de Maricá, RJ. I- Nectaríferas. **Bradea** **6** (21) : 179-195.
- ORMOND, W.T.; LIMA, H.A.; PINHEIRO, M.C.B. & MOÇO, M.C.C., 1995. *Philodendron corcovadense* Kunth (Araceae) – aspectos da biologia floral. **Bradea** **6** (41) : 338-344.
- ORMOND, W.T.; LIMA, H.A.; PINHEIRO, M.C.B. & OLIVA, R.G., 1998. Biologia floral e da reprodução de *Esterhazyia splendida* Mikan (Scrophulariaceae). **Bol. Mus. Nac., N.S. Bot.** **105** : 1-12.
- PENTANIDOU, T.; VAN LAERE, A.J. & SMETS, E., 1996. Change in floral nectar components from fresh to senescent flowers of *Capparis spinosa* (Capparidaceae), a nocturnally flowering Mediterranean shrub. **Pl. Syst. Evol.** **199** : 79-92.
- PEREIRA, A.L. & LUCAS, N.M.C., 1992. Germinação de sementes de *Capparis flexuosa* (Capparaceae). **Bol. Mus. Biol. Prof. Mello-Leitão (N.Sér.)** **1** : 17-23.
- PETERSEN, C.; BROWN, J.H. & KODRIC-BROWN, A., 1982. An experimental study of floral display and fruit-set in *Chilopsis linearis* (Bignoniaceae). **Oecologia** **55** : 7-11.
- PHILIPP, M., 1980. Reproductive biology of *Stellaria longipes* Goldie as revealed by a cultivation experiment. **New Phytol.** **85** : 557-569.
- PIÑA-RODRIGUES, F.C.M. & PIRATELLI, A.J., 1993. Aspectos ecológicos da produção de sementes. In: I.B. AGUIAR, F.C.M. PIÑA-RODRIGUES & M.B. FIGLIOLIA (coords.). **Sementes florestais tropicais**. ABRATES, Brasília, DF. p.47-80.

- PINHEIRO, M.C.B.; CORREIA, M.C.R.; ORMOND, W.T. & LIMA, H.A., 1994. Biologia floral de *Tocoyena bullata* (Vell.) Mart. (Rubiaceae). **Bradea** 6 (31) : 265-273.
- PINHEIRO, M.C.B.; ORMOND, W.T.; LIMA, H.A. & CORREIA, M.C.R., 1995. Biologia da reprodução de *Norantea brasiliensis* Choisy (Marcgraviaceae). **Revista. Brasil. Biol.** 55 (supl.1) : 79-88.
- PINHEIRO, M.C.B.; LIMA, H.A.; ORMOND, W.T. & CORREIA, M.C.R., 1999. *Ouratea cuspidata* (St. Hil.) Engler (Ochnaceae): Um caso especial de antese. **Bol Mus. Nac., N.S. Bot.** 106 : 1-11.
- PINHEIRO, M.C.B.; LIMA, H.A.; CORREIA, M.C.R. & ORMOND, W.T., 2001. Biologia floral e fenologia das espécies esfingófilas da restinga de Maricá, RJ. **Resumos do 52º Congresso Nacional de Botânica**, João Pessoa, Paraíba, p.169.
- RAMIREZ, N., 1992. Las características de las estructuras reproductivas, niveles de aborto y semillas producidas. **Acta Ci. Venez.** 43 : 167-177.
- RAMIREZ, N., 1997. Biologia reproductiva y seleccion de especies nativas para la recuperacion de areas degradadas: metodos y significado. **Acta Bot. Venez.** 20 (1) : 43-66.
- RAMIREZ, N.; SOBREVILA, C.; XENA DE ENRECH, N. & RUIZ ZAPATA, T., 1984. Floral biology and breeding system of *Bauhinia unguolata* L. (Leguminosae), a bat-pollinated tree in Venezuelan "llanos". **Amer. J. Bot.** 71 : 273-280.
- RICHARDS, A.J., 1986. **Plant breeding systems**. George Allen & Unwin (Publishers) Ltd., London, xiv + 529p., il.
- ROSS, M.D., 1978. The evolution of gynodioecy and subdioecy. **Evolution** 32 : 174-188.
- ROSS, M.D., 1982. Five evolutionary pathways to subdioecy. **Am. Nat.** 119 (3) : 297-318.
- RUIZ ZAPATA, T., 1994. Biologia reproductiva y taxonomia del genero *Cleome* L. (Capparidaceae) en Venezuela. Tese de Doutorado, Postgraduado en Biologia, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela, x + 310p., il.
- RUIZ ZAPATA, T. & ARROYO, M.K.K., 1978. Plant reproductive ecology of a secondary deciduous tropical forest in Venezuela. **Biotropica** 10 (3) : 221-230.
- RUIZ ZAPATA, T. & ESCALA, M., 1995. La ultramicro morfologia de semillas de *Cleome* L. (Capparidaceae) en relacion com su taxonomia y sindromes de dispersion. **Ernstia** 5 (4) : 139-160.

- RUIZ ZAPATA, T. & XENA DE ENRECH, N., 1997. La morfología del polen de *Cleome* L. (Capparidaceae) en relacion con su taxonomia y sindromes de polinizacion. **Acta Bot. Venez.** **20** (1) :67-80.
- RUIZ ZAPATA, T. & ILLIS, H.H., 1998. Capparaceae (*Capparis*, *Cleome*). In: P.E. BERRY, B.K. HOLST & K. YATSKIEVYCH. (eds.). **Flora of the Venezuelan Guayana**. Vol. 4, p. 132-153.
- SAKAI, A.K.; KAROLY, K. & WELLER, S.G., 1989. Inbreeding depression in *Schiedea globosa* and *S. salicaria* (Caryophyllaceae), subdioecious and gynodioecious Hawaiian species. **Amer. J. Bot.** **76** (3) :437-444.
- SCHEMSKE, D., 1980. Evolution of floral display in *Brassavola nodosa*. **Evolution** **34** : 490-493.
- SHOEN, D.J. & LLOYD, D.G., 1992. Self- and cross-fertilization in plants. III- Methods for studying modes and functional aspects of self-fertilization. **Int. J. Plant Sci.** **153** (3) : 381- 393.
- SHYKOFF, J.A., 1992. Sex polymorphism in *Silene acaulis* (Caryophyllaceae) and the possible role of sexual selection in maintaining females. **Amer. J. Bot.** **79** (2) : 138-143.
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. & GOTTSBERGER, G., 1975. Über sphingophile Angiospermen Brasiliens. **Pl. Syst. Evol.** **123** : 157-184.
- SILBERBAUER-GOTTSBERGER, I. & GOTTSBERGER, G., 1988. A polinização de plantas do cerrado. **Revista Brasil. Biol.** **48** (4) : 651-663.
- SILVA, J.G. & SOMNER, G.V., 1984. A vegetação de restinga na Barra de Maricá, RJ. In: L.D. de LACERDA, D.S.D. de ARAÚJO, R. CERQUEIRA & B. TURCQ (eds.). **Restingas: origem, estrutura, processos**. CEUFF, Niterói, p.217-224.
- SILVA, J.G. & OLIVEIRA, A.S., 1989. A vegetação de restinga no município de Maricá-RJ. **Acta bot. bras.** (Supl.) **3** (2) : 253-272.
- SILVA, M.B.R., 1991. **Fitossociologia da vegetação lenhosa da restinga em Maricá, Rio de Janeiro**. Dissertação de Mestrado, Programa de Pós-Graduação em Ciências Biológicas-Botânica, Museu Nacional, Universidade Federal do Rio de Janeiro, Rio de Janeiro, xiii + 147p., il.
- SMITH, B.H.; RONSHEIM, M.L. & SWARTZ, K.R., 1986. Reproductive ecology of *Jeffersonia diphylla* (Berberidaceae). **Amer. J. Bot.** **73** (10) : 1416-1426.



- STEPHENSON, A.G., 1979. An evolutionary examination of the floral display of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). **Evolution** 33 (4) : 1200-1209.
- STEPHENSON, A.G., 1980. Fruit-set, herbivory, fruit reduction and the fruiting strategy of *Catalpa speciosa*. **Ecology** 61 : 57-64.
- STEPHENSON, A.G., 1981. Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. **Annual Rev. Ecol. Syst.** 12 : 253-279.
- STEPHENSON, A.G. & BERTIN, R.I., 1983. Male competition, female choice and sexual selection in plants. In: L. REAL (ed.) **Pollination biology**. Academic Press, Inc., Orlando, pp. 110-140.
- STEPHENSON, A.G.; GOOD, S.V. & VOGLER, D.W., 2000. Interrelationships among inbreeding depression, plasticity in the self-incompatibility system, and the breeding system of *Campanula rapunculoides* L. (Campanulaceae). **Ann. Bot.** 85 (Suppl.A) : 211-219.
- STEVENS, D.P. & RICHARDS, A.J., 1985. Gynodioecy in *Saxifraga granulata* L. (Saxifragaceae). **Pl. Syst. Evol.** 151 : 43-54.
- STOUT, A.B., 1923. Alternation of sexes and intermittent production of fruit in the spider flower (*Cleome spinosa*). **Amer. J. Bot.** 10 : 57-67.
- SUGUIO, K. & TESSLER, M.G., 1984. Planícies de cordões litorâneos quaternários do Brasil: origem e nomenclatura. In: L.D. de LACERDA, D.S.D. de ARAÚJO, R. CERQUEIRA & B. TURCQ (eds.). **Restingas: origens, estruturas e processos**. CEUFF, Universidade Federal Fluminense, p. 15-25.
- SUN, M. & GANDERS, F.R., 1988. Mixed mating systems in Hawaiian *Bidens* (Asteraceae). **Evolution** 42 (3) : 516-527.
- SUTHERLAND, S., 1987. Why hermaphroditic plants produce many more flowers than fruits: experimental tests with *Agave mckelveyana*. **Evolution** 4 (4) : 750-759.
- SUTHERLAND, S. & DELPH, L.F., 1984. On the importance of male fitness in plants: patterns of fruit-set. **Ecology** 65 : 1093-1104.
- UDOVIC, D. & AKER, C., 1981. Fruit abortion and the regulation of fruit number in *Yucca whipplei*. **Oecologia** 49 : 245-248.
- VIEIRA, M.L.M.; SENNA-VALLE, L. & MOURA, R.L., 2001. Capparaceae. In: A.F. COSTA & I.C.A. DIAS (Orgs.) **Flora do Parque Nacional da Restinga de Jurubatiba e arredores, Rio de Janeiro, Brasil: listagem, florística e**

- fitogeografia – Angiospermas, Pteridófitas, Algas continentais.** Museu Nacional, Série Livros, n.8, Divisão Gráfica SR4, UFRJ, Rio de Janeiro, p.52-53.
- VIEIRA, S., 1981. **Introdução à bioestatística.** Ed. Campus Ltda., Rio de Janeiro, 294p., il.
- VOGEL, S., 1963. Duftdrüsen im dienste der bestäubung. Über Bau und FunKtion der Osmophoren. **Akad Wiss. Lit. Maiz. Abh. Math. Naturwiss. Klasse**, Jahrg. n<sup>o</sup> 10 : 600-763.
- VOGEL, S., 1983. Ecophysiology of zoophilic pollination. *In*: O.L. LANGE; P.S. NOBEL; C.B. OSMOND & H. ZIEGLER (eds.) **Physiological plant ecology III** (reprint from Encyclopedia of plant physiology), New Series, Vol. 12C, Springer-Verlag, Berlin, p.560-623.
- VOGEL, S., 1990. Radiacion adaptativa del síndrome floral en las familias neotropicales. **Bol. Acad. Nac. Ci. Córdoba**, 59 (1-2) :5-30.
- WEBB, C.J. & LLOYD, D.G., 1986. The avoidance of interference between the presentation of pollen and stigmas in angiosperms. II- Hercogamy. **New Zealand J. Bot.** 24: 163-178.
- WIENS, D., 1984. Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems and reproductive success in plants. **Oecologia** 64 : 47-53.
- WILLSON, M.F., 1983. **Plant reproductive ecology.** John Wiley & Sons, Inc., New York, ix + 282p., il.
- WILLSON, M.F. & RATHCKE, J., 1974. Adaptive design of the floral display in *Asclepias syriaca* L. **Amer. Midl. Natur.** 92 : 47-57.
- WILLSON, M.F. & PRICE, P., 1977. The evolution of inflorescence size in *Asclepias* (Asclepiadaceae). **Evolution** 31 : 495-511.
- WILLSON, M.F. & SCHEMSKE, D.W., 1980. Pollinator limitation, fruit production, and floral display in Pawpaw (*Asimina triloba*). **Bull. Torrey Bot. Club** 107 (3) : 401-408.
- WOODSON, R.E. Jr., 1948. *Gynandropsis*, *Cleome* and *Podandrogyne*. **Ann. Missouri Bot. Gard.** 35 : 139-147.
- WYATT, R., 1983. Pollinator-plant interactions and the evolution of breeding systems. *In*: L. REAL (ed.) **Pollination biology.** Academic Press Inc., Orlando, p. 51-95.

